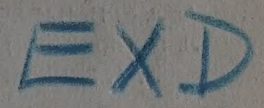
АКАДЕМИЯ НАУК СССР



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX, вып. 2

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1950

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

ТОМ XXIX | 1950 | ВЫПУСК 2

март — апрель

Адрес редакции:

Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии
Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова.
Редакция зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2

К ЭКОЛОГИИ И ХОЗЯЙСТВЕННОМУ ЗНАЧЕНИЮ КОБЧИКА И ДРУГИХ ПТИЦ В ПОЛЕЗАЩИТНЫХ ЛЕСОНАСАЖДЕНИЯХ

А. С. БУДНИЧЕНКО

Кафедра зоологии Ставропольского пединститута

Введение

Известно, что одним из важнейших мероприятий по реализации великого Сталинского плана преобразования природы является создание полезащитных насаждений. Поэтому совершенно ясно, что в настоящее время задачей зоологов нашей страны является изучение влияния лесозащитных насаждений на изменение состава местной полевой фауны.

В этой связи должен быть изучен вопрос о хозяйственном значении новой формирующейся фауны в этих насаждениях, в частности насекомых, птиц и млекопитающих.

Изучение этих вопросов позволит не только выяснить вопрос о хозяйственном значении формирующейся фауны, но и активно вмешаться в это формирование, с тем, чтобы получить наибольший хозяйственный эффект.

В этом направлении мы и построили свои исследования. В предлагаемой статье делается попытка показать хозяйственное значение птиц в полезащитных насаждениях.

Изучение вопроса о пользе или вреде многих видов птиц приобретает в настоящее время особое значение в связи с лесонасаждениями в степных районах СССР. Оно может сыграть огромную роль в деле организации биологических методов борьбы с вредителями лесного и сельского хозяйства.

Исходя из этого, мы занялись изучением пищи птиц, отдавая предпочтение тем птицам, которые наименее изучены (кобчик, пустельга, сорока, куропатка). Работа проводилась на протяжении 1936 г. во Владимировском и частично в Велико-Анадольском (1937) опытных лесничествах Николаевской и Сталинской областей УССР. В настоящее время работа в этом направлении продолжается в Ставропольском крае.

Методика

Для изучения питания птиц были выделены наиболее характерные кварталы леса и полезащитные полосы, в которых преимущественно гнездятся кобчик, пустельга, сорока и другие птицы. В этих местах, а также и на окружающих полях в период с 15.V по 15.VIII.1936 г. производились ежедневные наблюдения над гнездованием, жизнью и поведением указанных птиц. Одновременно с этим собирались погадки, производился отстрел для исследования желудков. Отстрел производился в неучетных участках по заранее намеченному плану. Под наблюдением были также лесные участки Ингулецкой и Ново-Дмитриевской дач. За время полевых работ были добыты 71 желудок и 536 погадок кобчика и от 10 до 40 желудков сороки, пустельги и куропатки.

Насекомые были определены С. И. Медведевым, за что автор выражает ему большую благодарность.

Экологические и биологические особенности изучаемых птиц и их питание

Кобчик (Erythropus vespertinus vespertinus L.)

Кобчик — обычная довольно многочисленная птица Владимировского лесничества. Гнездится в лесном массиве и полезащитных полосах в гнездах сороки, вороны и грача. Случаев постройки гнезд кобчиком не наблюдалось; повидимому, он здесь гнезд не устраивает. Это подтверждается и тем, что чем больше имеется пустых гнезд врановых птиц, тем больше гнездится в них полезных мелких хищников. Поселяются эти птицы в большинстве случаев колониями; размер последних определяется густотой размещения и количеством пустых гнезд врановых птиц. Наблюдаются случаи одиночного поселения, причем используются гнезда сороки и серой вороны. Если есть выбор, кобчики предпочитают гнездиться в гнездах сороки. Это подтверждается тем, что во Владимировском лесничестве очень редко приходилось находить пустые, не занятые кобчиком гнезда сорок. Кобчики поселяются в опушечных кварталах и в глубине лесного массива, в гнездах, размещенных на высоте 2, 10 и больше метров.

Во Владимировском лесничестве были обследованы следующие места обитания кобчика и пустельги: первая и вторая восточные полезащитные полосы; первая, вторая, третья и четвертая западные полосы и старая северная полоса, граничащая с западными полосами. Кроме того, были обследованы Ингулецкая и Ново-Дмитриевская лесные дачи, а также и отдельные кварталы лесного массива названного лесничества. Преобладающими породами обследованных полос являются: дуб, ясень, берест и гледичия. Ширина полос 45—50 м, высота 8—12 м, возраст 35—45 лет. Ингулецкая и Ново-Дмитриевская лесные дачи представляют собой небольшие лесные массивы, состоящие преимущественно из тех же пород — дуба, ясеня, береста и клена. Общая площадь Ингулецкой лесной дачи 220 га, Ново-Дмитриевской — 27 га. Возраст 60—100 лет.

Произведенными исследованиями установлено, что в первой восточной полезащитной полосе насчитывалось 25 грачиных и сорочиных гнезд, занятых кобчиком, и 2 пустельгой. Во второй восточной полосе таких гнезд было занято кобчиком 32 и пустельгой 1. В первой западной полосе соответственно 21 и 2, во второй — 16 и 1, в третьей — 15 и 1, в четвертой — 110 и 10. В северной старой полосе — 26 и 2. Таким образом, в 7 указанных полосах насчитывается 248 гнезд кобчика и 21 пустельги.

Наибольшее количество гнездящихся пар кобчиков и пустельги наблюдается в Ингулецкой и Ново-Дмитриевской лесных дачах. В этих дачах нет ни одного уголка леса, где бы не гнездились грачи, а вместе с ними и кобчики. Так, например, на 13 наиболее населенных гектарах Ново-Дмитриевской дачи насчитывалось более 800 гнезд грачей. В весеннее время около 80% из этого числа гнезд было занято грачами, а затем, по мере их освобождения, они занимались мелкими хищниками — кобчиками и изредка пустельгой.

В Ингулецкой даче на 27 га ее площади насчитывалось до 400 гнезд кобчиков, а в Ново-Дмитриевской даче на 32 га — до 300. Наличие такого большого количества кобчиков, а вместе с ними и пустельги в Ингулецкой и Ново-Дмитриевской дачах объясняется размещением в указанных насаждениях самых мощных колоний грача. Грачи для своих колоний избирают преимущественно лесные полосы, опушечные старые кварталы лесного массива и небольшие рощи. Во Владимировском лесничестве удалось обнаружить только два квартала, в которых размещались колонии грачей. В этих кварталах (насаждения — старый дуб

и старая гледичия) насчитывалось 140 пар гнездящихся кобчиков. В 10 других обследованных кварталах лесного массива, в которых грачи не поселялись, было отмечено 119 гнездящихся пар кобчиков и 12 пустельги. Здесь кобчик и пустельга гнездились в гнездах сороки и серой вороны. Следовательно, в насаждениях, где отсутствуют грачи, численность кобчиков зависит от наличия гнезд сороки и серой вороны.

Таким образом, численность и распределение мелких хищников (кобчиков и пустельги) всецело определяется наличием и размещением гнезд врановых птиц. В местах отсутствия гнезд сороки, вороны или грачей отсутствуют и кобчики.

Кобчик прилетает во Владимировское лесничество в середине апреля; в 20-х числах этого месяца прилетает и пустельга. После прилета птицы приступают к гнездованию, занимая пустые гнезда врановых птиц. При отсутствии в соответствующий период гнездования достаточного количества пустых гнезд сороки, вороны и грача кобчики, оставшиеся без гнезда, ведут себя беспокойно, часто кричат и перелетают с одного места на другое. Так продолжается до тех пор, пока и остальные пары не найдут себе пустое, освободившееся от птенцов гнездо врановых птиц. Часто этот хищник поселяется в гнездах указанных птиц немедленно, как только из них вылетят птенцы хозяев. Этим, очевидно, и объясняется то, что сроки гнездования у кобчиков и пустельги довольно растянуты.

Полные кладки из 3—5 (изредка 6) яиц мы находим на протяжении всего мая, июня и первой половины июля. В период с 1 по 10 августа находили птенцов самых различных возрастов, начиная от пуховиков и кончая слетышами.

Птенцы высиживаются преимущественно самками, только изредка принимают в этом участие и самцы. Последние в период насиживания яиц кормят самок пищей, которую добывают на межполосных и окрестных полях. Непосредственные наблюдения показали, что самцы очень незначительное участие принимают не только в высиживании, но и в выкармливании птенцов. Они в 5—6 раз реже самок залетают в гнездо. Изредка бывают случаи одновременного залета в гнездо обоих родителей; при этом наблюдается, что самец позже самки залетает в гнездо и раньше ее вылетает.

Частота кормления птенцов невелика. В среднем самка прилетает к гнезду до 5 раз в час. Перед вылетом птенцов кобчики кормят их реже и меньшими порциями. Это, очевидно, способствует быстрейшему вылету птенцов и переходу их на самостоятельный способ жизни.

Большинство птенцов покидает гнезда во второй половине июля. Вылетевшие из гнезда птенцы первое время держатся у опушки леса, а затем уже начинают делать первые полеты над лесом и вместе с родителями летать на ближайшие места кормежки. В дальнейшем, по мере развития птенцов, кобчики начинают совершать все бо́льшие и бо́льшие экскурсии, которые переходят в отдаленные кочевки. С этого времени они предпринимают дальние экскурсии за пищей, иногда превышающие 5 км от места расположения гнездового участка.

Отлет начинается в первых числах сентября и оканчивается в начале октября.

П и т а н и е к о б ч и к а. На основании наблюдений, а также иследований содержимого желудков и погадок установлено, что пищу кобчика составляют различные виды насекомых и мышевидные грызуны. В желудках кобчика было найдено 54 вида различных насекомых [1].

---

[1] Наряду с этим в этих же желудках встречались и мышевидные грызуны: полевая мышь (Apodemus agrarius), лесная мышь (Apodemus silvaticus) и курганчиковая мышь (Mus sergi).

Большинство насекомых, которыми питаются кобчики, является вредителями сельского хозяйства. К числу последних относятся прежде всего такие вредители, как свекловичный долгоносик (Bothynoderes punctiventris), жук-кузька (Anisoplia austriaca), свекловичный слоник (Psalidium maxillosum), кукурузный навозник (Pentodon idiota), прус (Calliptamus italicus), кузнечик (Tettigonia caudata), жужелица хлебная (Zabrus blapoides, Z. tenebrioides), Platus calceatus, Pedinus femoralis и др. Этих вредителей в большинстве случаев кобчики истребляют не только в период их массового появления, но и в период, когда они находятся в минимуме, препятствуя тем самым их массовому размножению.

Состав насекомых, употребляемых в пищу кобчиком, очень непостоянен. Он изменяется не только по месяцам, но и по неделям. Можно предполагать, что он меняется и на протяжении дня. Это объясняется, повидимому, частым изменением видового состава насекомых, который определяется температурными и прочими факторами их жизни.

Наиболее разнообразный состав наблюдается в период со второй половины мая до первой половины июля. Начиная со второй половины июля, количество видов насекомых, употребляемых в пищу кобчиком, заметно сокращается и птицы переключаются главным образом на истребление различных позвоночных животных (жаб, ящериц и мышевидных грызунов).

Очень важно, что на протяжении второй половины июня и первой половины июля, т. е. с момента появления и до его исчезновения, кобчики истребляют главным образом такого массового вредителя, как жук-кузька. В этот период почти все добытые желудки были битком набиты этим жуком. Нередко в одном желудке приходилось находить до 75 экземпляров жука-кузьки. Желудки птенцов в указанное время также были до отказа набиты этим жуком. Кобчики добывают жука-кузьку различными способами. Они ловят его на лету, схватывают с колосьев хлебов и собирают с земли. Помимо этого вредителя, кобчики почти на протяжении всего периода появления беспрерывно истребляют и других, не менее важных вредителей, как например: Liparus tenebrioides, Chorthippus bicolor, Plusia gamma, Calliptamus italicus и др.

Для более полной характеристики состава пищи кобчика мы производили также анализы погадок. В разобранных нами погадках встречалось очень много остатков различных насекомых, жаб, ящериц и мышевидных грызунов.

В погадках мы находили до 70 видов насекомых; по сравнению с желудками количество видов насекомых больше на 17%. Кроме того, около 80% насекомых в погадках составляли такие виды, которые не встречались в желудках. Такими являются, например, хлебная черепашка (Eurygaster maura), жук-кравчик (Lethrus apterus), золотая бронзовка (Cetonia aurata), жук-носорог (Oryctes nasicornis), бронзовка венгерская (Potosia hungarica), Dorcadion holosericeum, Aphodius lugens и др.

Таким образом, анализ погадок существенно дополняет данные о пищевом режиме кобчика. Что же касается общей характеристики состава пищи кобчика, то, как показывают данные анализов погадок и желудков, первое место по числу встреч занимают насекомые (75—80%), за ними идут мышевидные грызуны (15—17%) и, наконец, ящерицы и жабы (5—8%). Следовательно, преобладающей пищей кобчика являются хозяйственно вредные компоненты фауны, т. е. насекомые и грызуны.

Кобчики довольно охотно поедают и хлебных черепашек. Особенно много они их уничтожают в период созревания хлебов. В погадках, а также в желудках кобчика, собранных во Владимировском лесничестве, хлебные черепашки встречаются сравнительно редко. Это, очевидно, объясняется тем, что в период наших наблюдений их там немного

было и на полях. Летом же 1937 г. в Велико-Анадольском лесничестве, в котором мы также проводили свои наблюдения, наблюдалось массовое появление черепашек, и здесь в этот период кобчики поедали их в большом количестве. Черепашки встречались не только в погадках, но и в желудках как взрослых птиц, так и птенцов.

Большого внимания заслуживает тот факт, что в желудках, а также в погадках кобчика встречаются и лесные вредители. Среди последних нередко встречаются золотая бронзовка (Cetonia aurata), усачи (Dorcadion holosericeum, D. fulvum), шпанская мушка (Lytta visicatoria), оленка (Epicometis hirta), Lymantria sp. Приведенные факты указывают на еще большее значение кобчика, что особенно важно в связи с большим планом лесонасаждений.

Выше мы указали, что неотъемлемую часть пищи кобчиков составляют и мышевидные грызуны. Особенно много истребляют их кобчики в период уборки хлебов (июль — август). Кобчики в это время часами просиживают у какой-либо норы; неоднократно наблюдались и такие случаи, когда они в упор подлетали к возчикам на место сбора копен хлеба.

Часто можно видеть кобчиков, трепещущих в воздухе почти на одном месте или терпеливо сидящих на копне, телеграфном столбе или проволоке, высматривая добычу. И как только добыча будет замечена, кобчик, сложив крылья, камнем бросается на нее, зажимает ее между пальцами и улетает. Кобчики охотятся за грызунами и непосредственно во время самой косовицы. В это время они десятками летают следом за комбайнами, и редко какая мышь ускользает от глаз кобчиков.

Летом не только сами кобчики употребляют в пищу грызунов, но они выкармливают ими и своих птенцов, в желудках которых очень часто приходилось находить этих вредителей. Кроме того, большое количество костей и других остатков пищи мы находили у самого гнезда и вокруг него. Кобчики приносят свою жертву в гнездо в большинстве случаев целой, не разделенной на части. В таком же виде, в зависимости от ее величины, очень часто проглатывают ее и птенцы. Истребляют кобчики ящериц и жаб. Однако эти животные составляют небольшую часть пищи кобчика (8% всех встреч).

Таким образом, основным объектом питания кобчика являются насекомые и грызуны. Это дает основание считать кобчика одним из полезнейших членов новой, формирующейся фауны в искусственных лесонасаждениях. Тут вред, который он приносит истреблением ящериц и некоторых других животных, безусловно компенсируется значительно большей его пользой. Указанное подтверждается и работами Браунера [1], Волчанецкого [7], Пидоплички [15], Померанцева [17], Реринга и Кнохе (Rörig u. Knoche [21]) и других.

Особенно важно, что значение кобчика может заключаться не только в истреблении уже размножившихся вредителей; еще больше их роль в качестве армии птиц, которые препятствуют массовому развитию отдельных видов вредителей, угрожающих сельскому хозяйству.

Пустельга (Falco tinnunculus tinnunculus L.)

Пустельга относится к числу обыкновенных, но не многочисленных птиц районов исследования. Образ жизни и характер гнездования ее во многом сходны с таковыми кобчика. Гнездится пустельга в гнездах сороки, вороны, грачей. Прилетает на гнездование в 20-х числах апреля. Сроки откладки яиц и вывода птенцов, так же как и у кобчиков, растянуты. Полная кладка встречается в первой половине мая. Птенцов в пуховом оперении находили в июне и в июле. Вылет птенцов отмечен

в начале второй половины июля. Отлет пустельги совпадает со сроками отлета кобчика, т. е. происходит в сентябре.

В связи с малочисленностью этой птицы было добыто всего 10 желудков. В них обнаружены следующие насекомые и мышевидные грызуны: жук-кузька (Anisoplia austriaca), жужелица хлебная (Zabrus tenebrioides, Z. blapoides), кузнечик (Tettigonia caudata), Pseudophonus pubescens, Harpalus serripes, полевая мышь (Apodemus agrarius).

Наиболее часто и в наибольшем количестве встречались кузнечики и жук-кузька.

Приведенные данные, хотя они и недостаточны, показывают, что состав пищи пустельги во многом напоминает состав пищи кобчика. Поэтому мы считаем, что и пустельга также является полезной птицей района исследования.

Кобчик, а также и пустельга в массе истребляют различных вредителей сельского хозяйства и этим самым сохраняют десятки тысяч пудов зерна. Это подтверждается нашими наблюдениями и по Велико-Анадольскому лесничеству и наблюдениями А. Н. Мельниченко [12]. Следовательно, хозяйственное значение характеризуемых птиц очень велико. Поэтому необходимо принять решительные меры как по охране, так и по привлечению этих весьма ценных и полезных птиц. С этой целью, помимо создания и выращивания соответствующих лесонасаждений (насаждений среднего возраста с подлеском и подростом), необходимо сохранять достаточное количество врановых гнезд, а также повести решительную борьбу с разорителями гнезд указанных птиц.

Наблюдения показывают, что хищные птицы — кобчик, пустельга — обычно начинают посещать, а затем и поселяются в насаждениях по достижении последними 2—3 м высоты. Поэтому, для того чтобы быстрее привлечь этих полезных мелких хищников в молодые лесонасаждения, необходимо, как об этом пишет Спангенберг [18], сооружать различного рода присадки для этих птиц. Такими могут быть воткнутые в землю жерди, вкопанные деревянные и каменные столбы, различного рода искусственные бугорки высотой до 1 м и, наконец, натянутая между столбами проволока.

Осуществление указанных мероприятий, несомненно, окажет свое положительное влияние на сохранение и привлечение кобчика и пустельги.

Помимо указанных полезных мелких хищников, в старых и зрелых полезащитных полосах охотно поселяются и такие особо важные в хозяйственном отношении хищные птицы как ушастая сова (Asio otus L.) и болотная сова (Asio flammeus Pontopp). Этих птиц мы нередко встречали в районах нашего исследования. У гнезда, в желудках и погадках названных птиц всегда имелось довольно большое количество остатков различных мышевидных грызунов: полевой мыши (A. agrarius), лесной мыши (A. silvaticus), курганчиковой мыши (M. sergi) и др.

Изредка встречались совка-сплюшка (Otus scops L.) и черный коршун (Milvus korschun Gmelin), который в огромном количестве истребляет такого массового и широко распространенного вредителя как жук-кузька (A. austriaca). В июле 1936 г. нам удалось отстрелять двух коршунов во время нахождения их на только что скошенном и сложенном в копны участке ржи. В этих двух добытых желудках коршуна оказалось 426 экз. жука-кузьки (в одном было 363 экз., в другом — 63).

Приведенные данные дают основание предполагать, что при известных обстоятельствах эти хищники также могут жить и размножаться в полезащитных полосах и тем самым оказывать значительное влияние на ограничение численности вредителей нашего социалистического сельского хозяйства.

Сорока (Pica pica fennorum Lönnb.)

Сорока относится к числу обыкновенных, широко распространенных птиц района исследования. Ее всегда приходилось наблюдать в самых разнообразных типах и возрастах насаждений (в полосах и кварталах лесного массива), но гнездится она главным образом в насаждениях среднего возраста (20—25 лет) с густым подлеском, достигающим высоты 2 м. В более старых насаждениях (30—35 лет) сороки гнездятся в значительно меньшем числе и, наконец, совсем не гнездятся в старых насаждениях.

На примере Владимировского, а также и Велико-Анадольского лесничеств мы имели возможность убедиться в том, что сороки предпочитают устраивать гнезда на дубовых деревьях.

Полные кладки из 5—6 яиц встречаются во второй половине апреля, а голых птенцов находили в 20-х числах мая. Вылет птенцов начинается 15.VI, и с этого времени они постепенно переходят на кочевой образ жизни. Наблюдения показывают, что в зимний период сороки очень редко встречаются в полосах и, наоборот, часто встречаются в кварталах лесного массива. На основания наших наблюдений мы убедились и в том, что в поисках пищи сороки очень часто посещают межполосные, а также и окрестные поля всего Владимировского лесничества.

Для изучения пищевого режима сороки нами было собрано в период с 15.V по 15.VIII 39 желудков. Из полученных данных видно, что сороки в условиях Владимировского лесничества в своем питании связаны с 50 видами насекомых, а если к этому списку добавить данные и по Велико-Анадольскому лесничеству, то он будет еще больше. Так, например, в желудках сорок, добытых в Велико-Анадольском лесничестве, были найдены такие виды насекомых, как полевой сверчок (Liogryllus campestris), степной сверчок (Gryllus desertus), вредная черепашка (Eurygaster intergriceps), просяная жужелица (Ophonus calceatus), ромбовик обыкновенный (Mesocerus marginatus) и др.

Большинство истребляемых сорокой насекомых также является вредителями сельского хозяйства; среди них такие широко известные вредители, как золотая бронзовка (Cetonia aurata), свекловичный долгоносик (Bothynoderes punctiventris), жук-кузька (Anisoplia austriaca), хлебные черепашки (Eurygaster intergriceps, E. maura), кузнечик (Tettigonia caudata), итальянская саранча (Calliptomus italicus), медляк песчаный (Opatrum sabulosum), долгоносик свекловичный черный (Psalidium maxillosum), щитоноска рыжая (Hypocassida subferruginea), Arida lutora, Pseudophonus pubescens, Tentyria taurica и много других.

Характерно, что у сороки, как и у кобчика, видовой состав пищи также непостоянен. Он изменяется не только по неделям, но, по-видимому, и на протяжении дня. Наиболее разнообразен состав пищи сороки в мае и в первой половине июня, т. е. в тот период, когда насекомые встречаются еще в небольшом числе. Начиная с 10—15. VI количество видов в пище заметно сокращается. Это объясняется, повидимому, во-первых, увеличением численности отдельных видов насекомых и, во-вторых. появлением таких вредителей, как жук-кузька и хлебные черепашки. С момента появления жука-кузьки и хлебных черепашек сороки переходят преимущественно на истребление этих наиболее опасных вредителей сельского хозяйства. Особенно много этих вредителей сороки истребляют в период их наиболее массового появления (июнь — июль). В этот период в одном желудке сороки мы находили до 35 штук жука-кузьки и хлебной черепашки. В это же время сороки выкармливают и запоздавшие выводки своих птенцов.

Кроме насекомых, в желудках сороки изредка встречаются и мышевидные грызуны, главным образом полевая мышь (Apodemus agrarius).

Приведенные данные дают основание утверждать, что сорока в искусственных лесонасаждениях является также полезной птицей. А так как в ее гнездах очень охотно гнездятся такие полезные мелкие хищники, как кобчик, то этим еще больше увеличивается польза сороки.

А. Н. Мельниченко [12] пишет, что сороки местами приносят вред для сельского хозяйства. В частности, он указывает на вред сорок в районах бахчеводства (в Камышине и Богдинских полезащитных полосах), где сороки вредят бахчам. Мы не собираемся оспаривать этот факт, так как очень возможно, что именно в данных местах, «где,— как указывает Мельниченко,— нет вовсе естественных открытых водных источников» и, следовательно, отсутствуют места водопоя, сороки могут залетать на бахчи, чтобы напиться, и этим наносят вред бахчам. Что же касается наших районов исследования (Владимировское и Велико-Анадольское лесничества), то нам здесь подобных фактов наблюдать не приходилось. Поэтому мы склонны считать, что вред сороки, о котором пишет А. Н. Мельниченко, имеет только местное значение. К такому же выводу приходит и Е. П. Спангенберг [18].

Исходя из этого, мы полагаем, что вне районов бахчеводства необходимо всячески способствовать увеличению численности сорок. Они сыграют значительную роль в истреблении вредителей сельского хозяйства, а также в деле привлечения мелких полезных хищников — кобчика и пустельги. Для этого необходимо сохранять и создавать вышеуказанные лесонасаждения (насаждения в 20—25 лет с густым подлеском) и вести решительную борьбу с разорителями сорочиных гнезд и выемщиками их яиц.

Куропатка (Perdix perdix perdix L.)

Известно, что куропатка является одной из важнейших охотопромысловых птиц. Однако очень мало известно о ее питании. Между тем этот вопрос также является весьма важным. Поэтому, занимаясь изучением хозяйственного значения кобчика и сороки, мы сочли необходимым уделить внимание и изучению видового состава пищи куропатки.

Наши наблюдения показывают, что куропатка довольно распространенный вид в районах нашего исследования. Здесь она в значительном числе гнездится по балкам, полянам, опушкам кварталов лесного массива и в полезащитных полосах. Но очень часто приходилось встречать куропатку и среди равнин, в молодых (удаленных от указанных лесничеств) колхозных полосах, причем наши наблюдения показывают, что куропатка в лесонасаждениях и на межполосных полях встречается значительно чаще, чем в открытой степи. Поэтому мы приходим к заключению, что искусственные лесонасаждения в степи благоприятствуют увеличению численности куропатки. Выводки куропатки встречали в июне и в первой половине августа.

В период с 20.VI по 27.VII.1936 нами на территории Владимировского лесничества собрано 12 желудков куропатки, в которых было обнаружено около 30 видов насекомых. Из полученных данных видно, что состав пищи куропатки довольно разнообразен. Надо думать, что при сборе и анализе большего количества желудков этот состав будет еще более разнообразным. Обращает на себя внимание и то, что среди истребляемых видов насекомых большинство вредители. К числу последних прежде всего относятся такие виды, как щитоноска рыжая (Hypocassida subferruginea), хлебная черепашка (Eurygaster maura), хлебная жужелица (Zabrus tenebrioides), песчаный медляк (Opatrum sabulosum), щитник остроголовый (Aelia acuminata), различные совки из семейства Noctuidae и т. д.

Эти данные могут служить основанием для того, чтобы куропаток, при определенных обстоятельствах, использовать и для более массового уничтожения вредителей сельского хозяйства.

Выводы

1. Кобчик и пустельга гнездятся в массивах и в полезащитных полосах в гнездах сороки, вороны и грача. Поэтому численность и распределение этих хищников всецело определяются наличием и размещением гнезд врановых птиц.

2. Местами кормежки кобчика и пустельги служат толоки, целинные степи, черный пар, а после уборки хлебов и стерни. Кормятся они и в воздухе, схватывая насекомых на лету.

3. В 72 проанализированных желудках кобчика было найдено 54 вида насекомых, из коих подавляющее большинство составляют вредители сельского хозяйства: Bothynoderes punctiventris, Anisoplia austriaca, Zabrus blapoides, Tettigonia caudata и др. Наряду с этим в желудках встречаются мышевидные грызуны, изредка — ящерицы и жабы.

4. В 536 погадках кобчика были найдены остатки 70 видов насекомых. Около 80% насекомых составляют такие виды, которые не встречаются в желудках, например: Eurygaster maura, Lethrus apterus, Aphodius lugens и др. В погадках, так же как и в желудках, встречаются остатки различных позвоночных животных, главным образом мышей. Все это дает основание считать кобчика, а также и пустельгу одними из важнейших членов новой формирующейся фауны в искусственных лесонасаждениях. Тот вред, который они приносят истреблением ящериц и некоторых других животных, безусловно компенсируется во много раз большей пользой.

5. Для сохранения и привлечения кобчиков необходимо, помимо создания искусственных лесонасаждений, сохранять гнезда врановых птиц, устраивать присадки и повести решительную борьбу с разорителями гнезд, с уничтожением яиц и птенцов указанных птиц.

6. В старых и зрелых полосах охотно поселяются ушастая сова, болотная сова и черный коршун. В желудках и погадках этих птиц находили мышевидных грызунов и других вредителей сельского хозяйства (в желудках коршуна — жук-кузька). Необходимо привлечение этих хищников и организация их охраны.

7. Сороки наиболее охотно гнездятся в насаждениях среднего возраста (20—25 лет с густым подлеском и подростом). Поэтому для их привлечения необходимо создавать и сохранять эти насаждения.

8. В 45 проанализированных желудках сороки обнаружено до 60 видов различных насекомых. Так же как и у кобчиков, в видовом составе насекомых преобладают вредители сельского хозяйства. Особенно много сороки истребляют таких массовых вредителей, как жук-кузька (Anisoplia austriaca) и хлебная черепашка (Eurygaster maura). Кроме того, встречаются и мышевидные грызуны — полевая мышь. Случаев прямого вреда сорок для сельского хозяйства, в том числе и бахчеводства, мы не наблюдали. В гнездах сороки гнездятся кобчик и пустельга. Поэтому мы и сорок считаем полезными компонентами новой формирующейся фауны полезащитных полос.

9. Относительно куропатки выяснено, что искусственные лесонасаждения в степи благоприятно влияют на увеличение ее численности. В летнее время куропатки питаются преимущественно насекомыми. В их желудках, наряду с другими вредителями, встречаются и такие, как жук-кузька и хлебная черепашка. Следовательно, куропатки в условиях полезащитных полос также могут быть использованы для борьбы с вредителями сельского хозяйства.

Литература

1. Браунер А. А., О вредных и полезных птицах Херсонской — Бессарабской губернии, Изд. Бессарабск. губ. земства, 1912.— 2. Браунер А. А., Заметки о птицах Херсонской губернии, Записки Новороссийского об-ва естествоиспыт., т. XIX, 1894.— 3. Брезгалин Г. А., Птицы друзья человека, 1918.— 4. Будниченко А. С., К вопросу о значении грача в агромелиоративных насаждениях, Труды ХЗБИ, т. VIII, 1940.— 5. Будниченко А. С., Тезисы доклада «Экологический очерк птиц Велико-Анадольского лесничества», Труды экологической конференции Киевск. гос. ун-та, март, 1941.— 6. Будниченко А. С., Экологический очерк птиц Велико-Анадольского лесничества, Труды Ставропольского пединститута, вып. 5, 1949.— 7. Волчанецкий И. Б., К орнитофауне при Еруслaнской степи, Саратов. гос. ун-т, т. XI, вып. 1, 1934.— 8. Волчанецкий И. Б., Основные черты формирования фауны лесных агромелиоративных насаждений степной полосы Украины, Труды ХЗБИ, т. VIII, 1940.— 9. Воронцов Е. М., Экологические особенности существования птиц Владимировского лесничества, Уч. зап. Горьк. гос. ун-та, вып. 13, 1947.— 10. Дементьев Г. П. и Спангенберг Е. Н., Некоторые экологические проблемы, связанные с заселением птицами полезащитных насаждений, Зоологический журнал, т. XXVIII, 1949.— 11. Дергунов М. И., Дикая фауна Аскании-Нова, Сборн. «Аскания-Нова», 1928.— 12. Мельниченко А. Н., Полезащитные полосы и размножение животных полезных и вредных для сельского хозяйства, Изд-во Моск. об-ва испыт. прир., 1949.— 13. Мензбир М. А., Миграции птиц.— 14. Пачосский И. К., Материалы по вопросу о значении птиц, Изд. Херсонск. губ. земства, 1909.—15. Пидопличка И. Г., Підсумки дослідження погадок за 1924—1925 рр., Зб. праць Зоомузею АН УРСР, 1937.— 16. Померанцев В. В. и Шевырев И. Я., Значение насекомоядных птиц в лесу и в степи, Труды по лесному делу в России, 1910.— 17. Померанцев Д. В., Сельскохозяйственное значение кобчика.— 18. Спангенберг Е. П., Птицы полезащитных насаждений, Изд-во Моск. об-ва испыт. прир., 1949.— 19. Шарлемань М. В., Матеріали до питання проїжу птахів України, Зб. праць Зоомузею АН УРСР.— 20. Шевырев И. Я., Насекомоядные птицы и облесение степей, Сельское хозяйство и лесоводство, № 2, 1892.— 21. Rörig u. Knoche, Beiträge zur Biologie der Feldmäuse (Microtus arvalis), Arb. aus der Kaiserl. Biolog. Anstalt für Land u. Forstwirtschaft. 13. IX. 1916.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2



ЛИСТОГРЫЗУЩИЕ ВРЕДИТЕЛИ ДУБА И ИХ СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА

Б. А. ВАЙНШТЕЙН

Украинский научно-исследовательский институт агролесомелиорации и лесного хозяйства (Харьков)

Введение

Вопрос о сезонной динамике вредителей имеет исключительно большое практическое значение. Ни одно истребительное мероприятие не может иметь успеха, если его проведение не согласовывать со сроками появления вредителя. Известно также, что у разных видов и в разных условиях сезонная динамика протекает различно.

Настоящая работа посвящена сезонной динамике листогрызущих вредителей дуба в полезащитных насаждениях юга УССР и проводилась с 1946 по 1948 г. на Владимирской агролесомелиоративной опытной станции в Николаевской области. Станция расположена в равнинной местности на водоразделе рек Ингулец — Висунь в зоне перехода обыкновенных черноземов в южные.

Насаждения, в которых проводились наблюдения, представляют собой массив и полосы в возрасте от 15 до 69 лет и питомник с 1—2-летними сеянцами.

Методика исследования заключалась в регулярных ежедекадных количественных учетах вредителей. Эти учеты проводились в 1946 г. в 10 пунктах, в 1947 г. в 5 пунктах и в 1948 г. в 13 пунктах, не считая питомника.

Техника учетов состояла в том, что в каждом из пунктов одновременно намечалось по три ветви дуба объемом 100—200 листьев каждая. Ветви осторожно помещались в плотные матерчатые мешки, срезались, завязывались и относились в лабораторию, где производился подсчет вредителей, повреждений и листьев. Обилие вредителей вычислялось на 1000 листьев.

Для изучения изменений в обилии вредителей применялся графический метод. При этом по оси абсцисс откладывалось время, а по оси ординат обилие. Полученные таким образом кривые позволяют судить о сезонной динамике вредителей, т. е. о количестве поколений, о сроках появления и исчезновения вредящей стадии. Благодаря этому методу с несомненностью было установлено, что дубовый блошак (Haltica saliceti Ws.) имеет одно поколение, а дубовая одноцветная моль (Tischeria complanella Hb.) — два, в то время как до сих пор оба эти факта оспаривались. Были также установлены циклы развития для многих других вредителей.

Продолжительность развития листогрызов

Как известно, сроки развития дендрофагов могут быть очень продолжительными. Для почвенных вредителей и для вредителей древесины нередки многолетние циклы развития. Так, например, многие усачи развиваются 2—3 года, хрущи до 5 лет, некоторые цикады до 17 лет и т. д. Для листогрызущих насекомых, наоборот, характерно быстрое развитие — год или менее. Объясняется это цикличностью развития листвы, большей ее питательностью по сравнению с древесиной и большей подверженностью листогрызов воздействию внешней среды.

В развитии листогрызов характерны длительные диапаузы и очень краткие сроки питания. Так, например, цикл развития зимней пяденицы

(Operophtera brumata L.) таков, что из 12 месяцев она около шести (ноябрь — апрель) проводит в стадии яйца, около пяти (июнь — октябрь) в стадии куколки, полмесяца в стадии имаго (не питается) и месяц в стадии гусеницы. Такой тип развития характерен для большинства пядениц и многих совок. У зеленой дубовой листовертки (Tortrix viridana L.) стадия яйца длится больше 10 месяцев (июнь — апрель), стадия гусеницы — месяц (апрель — май), стадии куколки и имаго длятся по одной-двум неделям.

Для дубового блошака и других вредителей с зимующей имагинальной стадией характерно дополнительное питание имаго, но все же основное личиночное питание так же кратко, как и у вредителей с зимующим яйцом или куколкой. В то же время практику лесозащиты интересует в первую очередь динамика обилия именно этой краткой вредящей стадии.

Прежде чем перейти к вопросам сезонного изменения обилия вредителей, напомним, что наиболее обильная стадия — это яйцо, наименее обильная — имаго и что при переходе от яйца к имаго численность особей вида все время падает.

Сезонная динамика листогрызов

Как было сказано выше, продолжительность вредящей стадии большинства листогрызов коротка. Обилие вредителей при количественных учетах изменяется в этом случае по кривой, имеющей одну вершину и крутые подъем и падение. Такова сезонная динамика дубового блошака (рис. 1), большинства листовертток (в том числе зеленой дубовой листовертки — важнейшего вредителя дуба), непарного шелкопряда (Porthetria dispar L.), многих пядениц, совок и др.

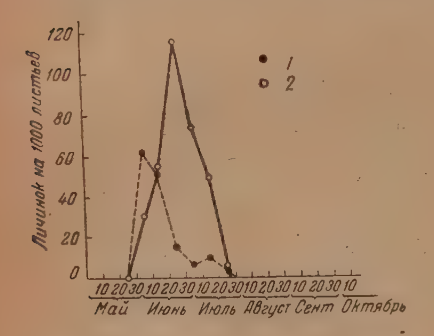


Рис. 1. Сезонная динамика обилия дубового блошака Haltica saliceti Ws.
1 — 1947 г., *2* — 1948 г.

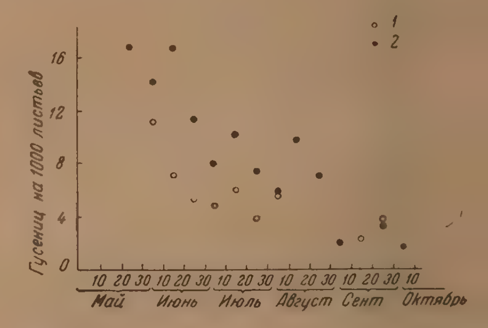


Рис. 2. Сезонная динамика обилия буковой моли Chimabacche fagella F.
1 — 1947 г., *2* — 1948 г.

В зависимости от времени появления вредителя кривая динамики обилия может быть весенней, летней или позднелетней. Форма кривой при этом неизменяется.

Небольшая группа листогрызущих вредителей имеет зимующую вредящую стадию (гусеницу). Сюда относятся златогузка (Nygmia phaeorrhoea L.), сливовая пестрянка (Rhagades pruni Rott.) и некоторые другие. Кривая динамики обилия в этом случае принципиально не отличается от предыдущего типа, но имеет зимний перерыв.

Несколько другим типом динамики обилия обладают насекомые, у которых вредящая стадия развивается медленно, в течение всего сезона. Таких видов было обнаружено два: серпокрылая листовертка (Ancylis mitterbacheriana Schiff.) и буковая моль (Chimabacche fagella F.). Динамика обилия гусениц последней представлена на рис. 2. В этом слу-

чае кривая динамики обилия растянута на весь сезон, причем в начале лета наблюдается крутой подъем, а затем следует длительное постепенное падение.

В случае, если вредитель дает не одно, а большее количество поколений, картина несколько усложняется. При двух поколениях возможны два варианта: 1) между обоими поколениями настолько значительный промежуток времени, что кривая динамики обилия распадается на две самостоятельные кривые (рис. 3, 4); 2) первые гусеницы второго поко-

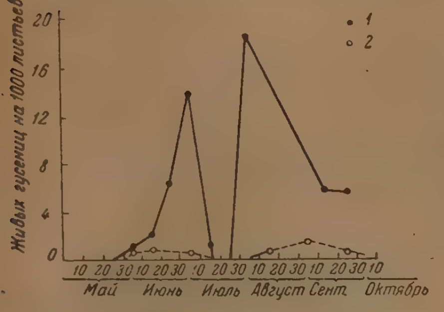


Рис. 3. Сезонная динамика обилия дубовой одноцветной моли Tischeria complanella Hb.
1 — 1947 г., *2* — 1948 г.

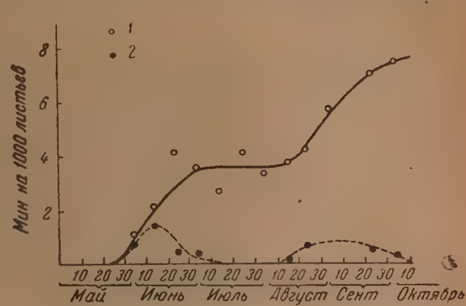


Рис. 4. Сезонная динамика обилия дубовой узкоминирующей моли Nepticula atricapitella Oliv. (1948 г.)
1 — всех мин, *2* — мин с гусеницами

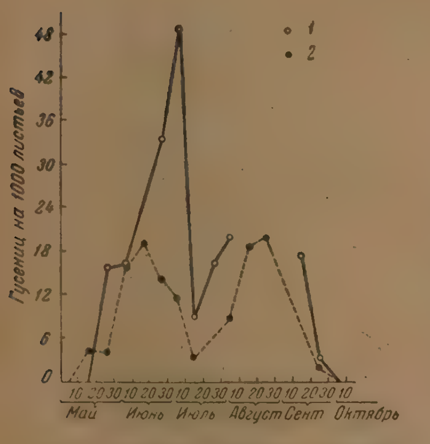


Рис. 5. Сезонная динамика обилия дубовой выемчатокрылой моли Gelechia (Teleia) triparella Z.
1 — 1947 г., *2* — 1948 г.

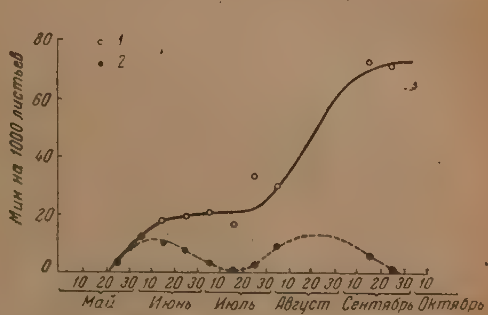


Рис. 6. Сезонная динамика обилия дубового минирующего пилильщика Fenusella pygmaea Kl. (1947 г.)
1 — всех мин, *2* — мин с личинками

ления появляются раньше, чем исчезают последние гусеницы первого поколения. Кривая динамики обилия одна, но имеет две хорошо выраженные вершины (рис. 5, 6).

Интересно здесь отметить следующее. В случае, когда кривая динамики обилия дает две вершины, обилие повреждений (в данном случае мин) образует одну кривую с двумя крутыми подъемами (рис. 4, 6).

Иногда вредитель размножается в продолжение всего сезона. Это характерно для тлей. Среди листогрызов аналогичное явление наблюдается у дубовой минирующей моли (Lithocoletis quercifoliella Z.). В этом случае обилие вредителя нарастает в геометрической прогрессии

(рис. 7), по кривой типа $y = an$, где y — обилие вредителя x — время (число поколений), a и n — константы, отображающие собой исходное обилие и скорость размножения (включая плодовитость и смертность). Такое нарастание продолжается до холодов, а затем численность резко падает (рис. 8).

Установление типов сезонной динамики имеет то практическое значение, что помогает разобраться в многообразии естественных явлений и выделить из них главные и практически важные. Совершенно очевид-

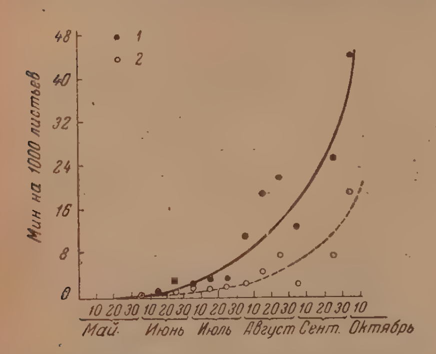


Рис. 7. Сезонная динамика обилия дубовой минирующей моли Lithocoletis quercifoliella Z. (1948 г.)

1 — всех мин, 2 — мин с живыми гусеницами

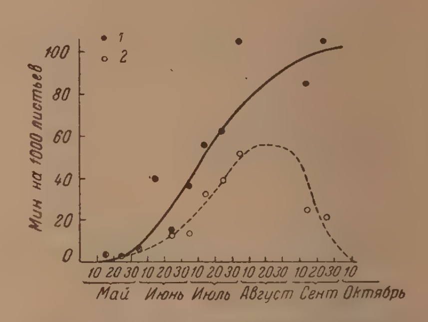


Рис. 8. Сезонная динамика обилия дубовой минирующей моли Lithocoletis quercifoliella Z. (1947 г.)

1 — всех мин, 2 — мин с живыми гусеницами

но, что экономическое значение вредителя тем больше, чем раньше по времени он начинает вредить. Ранние вредители оголяют деревья в начале их вегетации и тем значительно снижают прирост. Следовательно, вредители, имеющие одно поколение с весенним максимумом обилия, более опасны, чем вредители с летним, а тем более с осенним, максимумами. С другой стороны, проводя химическую борьбу с активной стадией вредителя, необходимо выбирать для обработки момент максимального нарастания обилия, т. е момент наиболее крутого подъема кривой динамики обилия.

Из 108 видов листогрызущих вредителей, обнаруженных на дубе, 76 видов дают одно поколение в год, 24 вида — два поколения, один вид размножается все лето и для семи видов число поколений точно установить не удалось из-за их ничтожного количества.

Из 76 видов, дающих по одному поколению в год, 55 видов начинают свое питание ранней весной, девять — в первой половине лета, четыре — во второй половине лета, шесть видов зимуют в стадии гусеницы и два вида кормятся все лето. Большинство вредителей, важных в хозяйственном отношении, в том числе такие, как непарный и кольчатый шелкопряды, дубовая листовертка, пяденицы зимняя и обдирало и др. имеют одно весеннее поколение.

Суммируя обилия всех вредителей, получим кривые, представленные на рис. 9 и 10. На рис. 9 изображено изменение обилия вредителей, на рис. 10 — изменение обилия мин и галлов.

Из рис. 9 видно, что изменение обилия свободно живущих гусениц и личинок образует три достаточно ясно выраженных максимума.

Первый максимум в начале мая наиболее сильно выражен и самый важный по своему лесохозяйственному значению. Объясняется он развитием таких вредителей, как непарный шелкопряд, дубовая листовертка, зимняя пяденица и т. д.

Второй максимум в середине июня объясняется массовым появлением личинок дубового блошака, гусениц первого поколения Gelechia

(Teleia) triparella Z., Acrobasis consociella Hb. и некоторых других. По своему лесохозяйственному значению этот максимум значительно менее опасен, чем первый, и может иметь значение лишь в том случае, если весной деревья уже были оголены другими вредителями и данный максимум падает на вторичную листву дуба.

Наименьшее значение имеет третий, августовский, максимум. Объясняется он появлением вторых поколений G. triparella, A. consociella, Lasiocampa quercus L., Cosymbia punctaria L. и некоторых других видов, не имеющих в наших условиях хозяйственного значения.

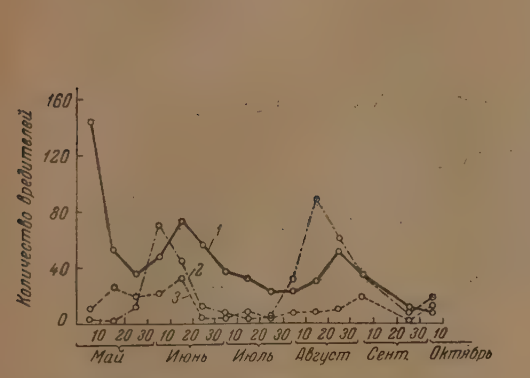


Рис. 9. Сезонная динамика обилия листогрызущих вредителей дуба (1948 г.)
1 — наружных гусениц и личинок на 1000 листьев, 2 — минирующих гусениц и личинок на 1000 листьев, 3 — жуков на 10 000 листьев

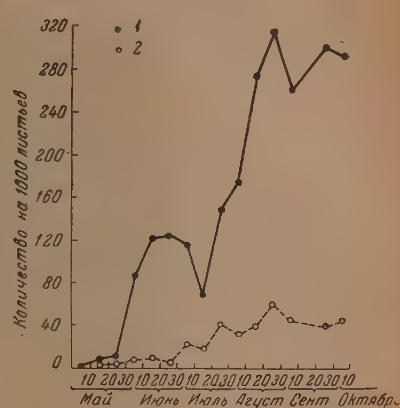


Рис. 10. Сезонная динамика обилия мин и галлов на листьях дуба (1948 г.)
1 — мин, 2 — галлов

Кривая динамики обилия личинок и гусениц в минах образует две ярко выраженные вершины: в начале июня и в середине августа. Объясняется это тем, что большинство минеров дает по два поколения.

Кривая динамики обилия листоедов и долгоносиков образует три вершины: в мае — главным образом виды родов Cryptocephalus и Phillobius, в июне — главным образом Orchestes avellanae Donov. и в начале сентября — главным образом H. saliceti.

Из рис. 10 видно, что обилие галлов неравномерно возрастает до конца июля, а затем остается приблизительно на одном уровне, т. е. что почти все галлообразователи размножаются весной и в начале лета.

Обилие мин образует два крутых подъема: в конце мая — начале июня и в конце июля — начале августа. Объясняются эти подъемы наличием у большинства минеров двух поколений.

Выводы

1. Метод регулярных количественных учетов дает возможность устанавливать характер сезонной динамики вредителей, т. е. узнавать число и продолжительность поколений, время появления и исчезновения вредящей стадии, скорость нарастания и начало уменьшения обилия.

2. Знание характера сезонной динамики вредителя необходимо для правильного прогноза и своевременной организации борьбы.

3. Сезонная динамика листогрызов сводится, в основном, к следующим типам.

1) Одно поколение в год: а) развитие длится непродолжительное время; кривая динамики обилия имеет одну вершину, крутой подъем и крутое падение; б) развитие длится все лето; кривая динамики обилия имеет одну вершину (в начале лета), крутой подъем и

постепенное падение; в) зимует вредящая стадия; кривая динамики обилия захватывает зимний период.

2) Два поколения в год: а) первые особи второго поколения появляются после полного исчезновения особей первого поколения; кривая динамики обилия распадается на две самостоятельные кривые; б) оба поколения частично встречаются в одно время; кривая динамики обилия одна, но имеет две ярко выраженные вершины.

3) Размножение вредителя длится все лето; кривая динамики обилия имеет одну вершину (в конце лета), постепенный подъем и крутое падение.

4. Большинство листогрызущих вредителей (76 видов) имеет одно поколение в год, 24 вида — два поколения в год, один вид размножается все лето.

5. Большинство листогрызущих вредителей появляется весной и начинает повреждать листья одновременно с их распусканием.

6. Чем раньше по времени начинается деятельность вредителя, тем больше приносимый им экономический ущерб.

7. Химическую борьбу с отдельным видом вредителя нужно проводить в период сильного нарастания его обилия.

8. Химическую борьбу с комплексом листогрызущих вредителей дуба надо проводить в начале распускания листвы (в степной зоне УССР — в начале мая). Второе опыливание допустимо не позднее середины июня. Более поздние опыливания излишни.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2

О СОЗДАНИИ УСЛОВИЙ, ПОВЫШАЮЩИХ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПАРАЗИТОВ КОНОПЛЯНОЙ БЛОХИ

И. Ф. ПАВЛОВ

Пензенская областная сельскохозяйственная опытная станция

Конопляная блоха является основным вредителем конопли. Она ежегодно в большей или меньшей мере вредит в районах правобережья Волги. В борьбе с ней применяются химические и агротехнические методы, но роль их в регулировании размножения блохи в настоящее время невелика.

Химическим методом отрабатывается незначительная часть зараженных площадей (1—2%) и уничтожается не более 1—2% блошек, имеющихся в природе.

В целях борьбы с блохой рекомендуются следующие агротехнические и организационно-хозяйственные мероприятия: 1) одновременный посев конопли на больших площадях; 2) увеличение норм высева семян с целью получения густых всходов, изреживание которых блохой не так сильно скажется на снижении урожая; 3) посев сортов, слабо повреждаемых блохой. Все три перечисленных мероприятия ни в какой степени не приводят к гибели вредителя. Они лишь уменьшают вред от блохи, но не уничтожают ее.

Кроме того, обычно рекомендуется сбор и уничтожение путем сжигания суволоки, мусора и сорняков на коноплянниках весной и осенью. Но, как известно, в суволоке, мусоре, сорняках и других растительных остатках зимует не более 12% жуков конопляной блохи, и даже при полном уничтожении всех растительных остатков и мусора погибнет только около 10% зимующих жуков.

Наконец, последнее рекомендуемое мероприятие — перепашка весной всходов падалицы конопли с целью ухудшения питания блохи весной. Это само по себе важное мероприятие выполнимо на угодьях, не заливаемых вешними водами; на поймах (основных конопляных угодьях), где долгое время весной нельзя приступить к обработке, провести его своевременно невозможно. Но если даже осуществить это мероприятие, то после уничтожения всходов падалицы конопли блоха может питаться многими другими видами растений. Она даже может оставаться без пищи в течение нескольких дней. По данным Лукаша [3], блоха может жить без пищи до 15 дней, а по данным Врублевского [1],—12% блох жили без пищи в течение 2 месяцев, питаясь одной водой. Следовательно, уничтожение падалицы конопли не может в сильной степени снизить численность блохи.

Таким образом, перечисленные выше агротехнические приемы борьбы с конопляной блохой не могут регулировать размножение ее в природе. Для того чтобы численность блохи оставалась примерно на одинаковом уровне, ежегодная гибель ее до наступления яйцекладки должна составлять 99%. Если же гибель будет меньшая, скажем 97%, то при средней плодовитости блохи в 200 яиц численность вредителя возрастает в первый же год в 3 раза.

Какие же постоянно действующие мощные факторы, снижающие численность вредителя на 90—99% имеются в природе? Можно ли сознательно использовать эти факторы и усилить их полезное значение?

Наблюдения показывают, что на пойменных участках конопляной блохи меньше, чем на полевых (Дмитриев [2]). Таким образом, важным фактором, ограничивающим увеличение численности блохи, является влажность.

Вторым, еще более мощным фактором, является паразит блохи Perilitus bicolor Wesm., уничтожающий жуков более чем на 90%. В 1934 г. в Пензенской области, по данным Дмитриева [2], жуки были заражены на 80%, в 1936 г. в Горьковской области, по данным Румянцева, на 99% (Щеголев [7]), в 1935 и 1937 гг. в Пензенской области, по данным Гранкиной,— на 60—80%; в той же Пензенской области, по нашим данным, в 1939—1941 гг.— на 70—96%, а в 1943—1947 гг. ежегодная зараженность жуков осенью и ранней весной была не менее 28—40%.

Паразит конопляной блохи принадлежит к очень интересной, мало изученной биологической группе видов, имеющих своими хозяевами взрослых насекомых, а не яйца их, личинок и куколок. В этом отношении он сильно отличается от широко известных паразитических насекомых — трихограммы, теленомуса и многих других. Такая форма паразитизма оказалась очень выгодной для паразита конопляной блохи: блоха в стадии взрослого насекомого — жука — имеется в природе в течение всего года и, следовательно, паразит имеет возможность непрерывно заражать блоху и размножаться на ней. В стадии яйца, личинки или куколки блоха находится непродолжительное время. Кроме того, в начальных стадиях своего развития блоха находится в почве и скрытый образ жизни, видимо, затрудняет заражение ее другими видами паразитов.

Биология и экология паразита

Длина тела взрослого паразита 2,5—3,5 мм. В ветреную погоду он держится на растениях среди листьев и не делает попыток к перелетам, при тихой погоде летает на небольшое расстояние. Нами наблюдался перелет его в один прием на 50—60 м. Летает паразит плохо; при заражении жуков яйцами он очень быстро передвигается с помощью ног по земле и по растениям. Продолжительность жизни взрослого паразита 5—7 дней.

Самки паразита вылетают из коконов со зрелыми половыми продуктами. Через 8—10 часов после вылета происходит спаривание самок с самцами и заражение жуков. Заражение происходит при температуре 18—20° и 11—12°. В последнем случае заражение идет значительно быстрее, так как при более низкой температуре жуки менее подвижны и легче заражаются паразитом. Продолжительность заражения одного жука 5—10 минут.

Прежде чем заразить жука, самка паразита бегает некоторое время за ним, потом, подогнув брюшко, делает 1—2 укола в переднюю часть тела жука. Жук после этого становится неподвижным или движется очень медленно. Самка, видимо, парализует его, а затем откладывает яйцо, прокалывая яйцекладом покровы тела жука в грудном отделе, в области пигидия или между сегментами брюшка. Запас яиц в яичниках у самки паразита колеблется от 120 до 150.

Только что отложенное яйцо паразита имеет стебельчатую форму. Длина 0,3—0,4 мм, ширина 0,05—0,1 мм. Через 3—5 суток яйцо в полости тела жука делается эллиптическим и увеличивается в размерах в несколько раз. Сквозь оболочку яйца паразита в это время уже просвечивает личинка. Она находится в полости тела жука обычно

10—16 дней, уничтожая жировое тело его. Взрослая личинка, достигнув 3—4 мм в длину и около 1 мм в толщину, уходит из тела блохи в верхний слой почвы, на 0,5—1,0 см глубины, образует кокон овальной формы, длиной 2,0—2,5 м и шириной 1,0—1,3 мм. Через 4—6 дней личинка в коконе превращается в куколку, а из куколки через 10—14 дней вылетают взрослые паразиты, которые вновь приступают к заражению жуков. Весь цикл развития паразита равен 24—41 суткам. Он в течение года дает 3—4 поколения.

Вначале зараженные жуки ведут себя так же, как и не зараженные. Только к моменту выхода личинки паразита из тела жуки становятся малоподвижными. После выхода личинки зараженные жуки погибают. Не было ни одного случая из многих тысяч, чтобы после выхода личинки жук оставался живым. Для жука, повидимому, оказываются гибельными разрушения в его тканях, причиняемые личинкой перед уходом ее в землю для коконирования.

Жуки конопляной блохи, только что вышедшие из куколок, совершенно не заражаются паразитами. Молодые жуки, в возрасте 8—15 суток, в 3—4 раза меньше заражаются, чем старые, в возрасте более одного месяца. Старые жуки отличаются от молодых лучшим развитием жирового тела и твердостью хитина надкрылий. У старых жуков жировые дольки заполняют целиком или почти целиком всю полость тела, оставляя лишь небольшое свободное пространство, а у молодых жуков жировые дольки лежат разрозненно. Средний вес старого жука равен 2,15 мг, а молодого — 1,69 мг. Повидимому, паразит заражает самых крупных жуков, с хорошо развитым жировым телом.

При ухудшении питания жуков развитие личинки в полости тела их замедляется до 40 и более суток вместо 10—16 при благоприятных условиях питания. Например, при кормлении зараженных жуков излюбленным растением — коноплей личинки паразита через 20—24 дня покидают тело жуков и в массе коконируются, давая от 40 до 85% коконов по отношению к первоначальному количеству жуков. При кормлении же зараженных жуков икотником развитие личинок чрезвычайно замедляется. Даже через 30—39 суток только 8—10% личинок (т. е. в 6—10 раз меньше, чем при кормлении коноплей) заканчивает питание и выходит из полости тела жуков.

Зимует паразит в полости тела жука в стадии личинки и яйца. Взрослые паразиты и его куколки не перезимовывают. Это подтверждается тем, что за время наблюдения с 1940 по 1947 г. с ранней весны и до 25 мая не встречались взрослые паразиты. В природе наблюдается гибель паразита весной, когда личинки паразита выходят из полости тела блошек и в коконах в стадии пронимфы или куколки гибнут при весенних заморозках, которые в Пензенской области нередко бывают в мае и даже в июне. Повышенная влажность почвы при этом увеличивает гибель паразита.

При специально поставленных опытах паразит погибал при температуре — 1,0—2,5° в 68—97%. Он также погибал в коконах при длительном их хранении при температуре +2—6° и 5—9°. При температуре от 2 до 6° через 40 суток паразит погибал в 58%, при 5—9° через 40 суток — в 48%, а при температуре 8—12°, при том же сроке хранения коконов, погибал только в 28—30%. Таким образом, если необходимо приурочить заражение паразитом вредителя к определенному сроку, наиболее целесообразно хранить коконы длительное время при температуре 8—12°.

Паразит конопляной блохи как регулятор размножения ее имеет следующие положительные особенности: 1) он дает 3—4 поколения в течение года, а конопляная блоха только одно; 2) лёт паразита растянут во времени, он летает в течение почти всего вегетационного периода; между лётом отдельных поколений наблюдается лишь снижение

количества особей или прекращение лёта на 3—5 суток; то обстоятельство, что жуки конопляной блохи в течение всего вегетационного периода имеются в природе, предохраняет паразита от вымирания и необходимости переходить на других, дополнительных хозяев; 3) он не имеет своих паразитов; 4) он почти совершенно не имеет паразитов-конкурентов, паразитирующих на конопляной блохе, ввиду чего не может иметь место вытеснение его другими паразитами при временных благоприятных для них условиях; кроме того, легче приспособить агротехнические и прочие мероприятия так, чтобы они способствовали размножению одного вида, а не нескольких видов паразитов; 5) одна самка паразита может заразить более 100 жуков, так как она обычно заражает жука не более чем одним яйцом; только изредка наблюдается зараженность двумя и более яйцами.

Отрицательные особенности следующие: 1) небольшая продолжительность жизни взрослых паразитов — всего в среднем 4—5 суток; 2) небольшая сравнительно плодовитость паразита — 100—120 яиц (блохи 200—250 яиц); 3) при поздних весенних заморозках паразит гибнет в коконах; 4) ежегодно снижается численность паразита в июле — начале августа, когда старое поколение жуков вымирает, а немногочисленные еще жуки нового поколения первое время не заражаются.

С помощью агротехнических приемов и других мероприятий можно уменьшить значение отрицательных особенностей паразита.

1. Глубокая осенняя запашка конопляника оказывает благоприятное влияние на паразита блохи тем, что спасает его от гибели при весенних заморозках. При такой запашке жуки конопляной блохи перезимовывают в глубоких слоях почвы и выходят весной из почвы значительно позднее, чем жуки, зимующие на поверхности почвы и в почве на глубине до 5 см (если конопляник не запахан). Жуки из глубоких слоев почвы выходят в начале июня, когда растения конопли имеют уже довольно развитые листья и вред от объедания листьев этими запоздавшими жуками незначителен. Личинки паразита, зимующие в полости тела жуков, начинают пробуждаться поздно, в конце весны или в начале лета. Коконируются они в начале июня, значительно позднее тех личинок, которые зимуют в жуках и в почве на глубине до 5 см. В связи с поздним коконированием весенние заморозки не причиняют паразитам никакого вреда.

В специальном опыте, в поле, на площадках по 0,25 м², на различной глубине в почву помещались жуки и сверху засыпались слоем земли различной толщины. Весной и летом 1941 г. проводился учет количества жуков в почве (табл. 1).

Таблица 1

Выход жуков конопляной блохи из почвы по данным опыта 1940—1941 г.

Глубина, на которой помещались жуки в см 2.XI.1940	Кол. жуков 2.XI (начало опыта)	Дата учета весной 1941 г. (конец опыта)	Количество жуков на различной глубине (см) в конце опыта					Колич. не вышедших жуков	% не вышедших жуков
			0—5	5—15	15—25	25—35	35—45		
5—15	190	17.V	47	22	—	—	—	63	36,3
15—20	160	20.V	21	105	8	—	—	134	83,7
15—25	90	25.V	0	34	29	—	—	63	70,0
20—30	250	3.VI	3	1	0	203	—	207	82,8
35—45	250	25.VI	2	1	19	73	104	199	79,6

Даже из неглубоких слоев почвы во второй половине мая, когда температура воздуха и верхнего слоя почвы достигла 16—18°, еще очень большой процент жуков не вышел из почвы. Эти жуки были заражены

личинками паразита на 30—40%, а жуки, встречающиеся в поле, только на 0,5—1,0%. В природе (в поле) зараженных жуков в это время уже почти не было, так как они погибли, а личинки паразита, вышедшие из их тела еще в начале мая, коконировались, и многие из них, попав под весенние заморозки, погибли. Личинки же паразита, вышедшие из тела жуков в июне, не гибнут от весенних заморозков. Эти личинки после превращения в пронимф, затем в куколок дают взрослых паразитов, которые имеют возможность сохранить свое потомство до появления нового поколения конопляной блохи в конце лета.

Таким образом, глубокая осенняя запашка коноплянников с энтомологической стороны приносит двойную пользу: 1) спасает паразита от весенних заморозков и способствует лучшему сохранению его до появления нового поколения конопляной блохи, 2) дает возможность конопле развить свою листовую поверхность раньше, чем жуки выйдут из почвы.

2. Имеют также большое значение сроки посева. Наблюдениями установлена бо́льшая зараженность жуков личинками паразита при ранних сроках посева конопли, чем при поздних (табл. 2). Это объясняется тем, что перезимовавшие жуки из мест зимовки переходят на имеющиеся в это время всходы конопли. Таковые же имеются только на участках ранних сроков сева. Большинство этих рано появившихся на всходах жуков заражено личинками паразита, зимовавшими в полостях их тел. Вскоре личинки коконируются в почве и служат источником заражения жуков на данной площади посева в дальнейшем.

Таблица 2

Зараженность жуков паразитами при различных сроках посева

Срок посева конопли	% зараженности жуков личинками паразита *		Срок посева конопли	% зараженности жуков личинками паразита *	
	в июне	в июле		в июне	в июле
5.V.1940	29	42	18.VI.1941	—	7
16.V.1940	20	39	5.V.1944	28	31
2.VI.1940	7	31	6.VI.1944	3	8
16.V.1941	8	28	17.VI.1944	—	4
25.V.1941	0	16			

* Для установления зараженности жуков личинками паразита вскрывалось по 100 жуков.

Всходы конопли поздних сроков сева появляются позднее. К этому времени личинки паразита покидают полость тела жуков. Зараженные жуки погибают, а на поздние всходы мигрируют жуки, не зараженные или зараженные в небольшом проценте.

Значение ранневесеннего опыливания в борьбе с конопляной блохой

Посевы конопли производятся значительно позднее посевов зерновых культур. В Пензенской области ее сеют во второй половине мая — в первой половине июня, нередко даже в конце июня. На Украине, в Новгород-Северском районе, как указывает Щеголев [8], массовый сев этой культуры производится в первой половине июня. До появления всходов конопли на посевах жуки питаются на отрастающей крапиве и

на всходах падалицы конопли. Для уничтожения жуков на крапиве и падалице иногда применяется опыливание кишечными ядами. Применение опыливания затрудняется тем, что крапива употребляется в корм свиньям и другим животным и, кроме того, находится вблизи жилищ. Поэтому при отработке инсектисидами крапивы вблизи жилищ создается опасность отравления скота. Щеголев рекомендует приманочные посевы конопли по краям конопляника, на всходах которых весной блоха должна уничтожаться с помощью опыливания ядами, выловом жуков блохоловками и сачками.

В связи с имеющимися сведениями о паразите блохи, ранневесеннее опыливание должно быть заменено другим способом борьбы. Оно может быть применено только при слабой степени зараженности жуков паразитами. На самом деле, наблюдения за зараженностью блохи в течение всего вегетационного периода за несколько лет показывают, что ранней весной почти все жуки, питающиеся на падалице конопли и крапиве, заражены паразитом. Ранняя весна — период самой высокой степени зараженности жуков. По нашим данным, весной 1940 г. зараженность жуков достигла 80%, в 1941 г.— 80—86% (в 1942 и 1943 гг. наблюдения не проводились), в 1944 г.— 78%, в 1945 г.— 59%, в 1946 г.— 65%. Румянцев для Горьковской области в 1935 г. указывает зараженность жуков на 99%, а в 1936 г.— на 74%, Гранкина в 1935 г. для Пензенской области — свыше 80%.

Как быстро гибнут жуки от паразитов весной видно из следующего опыта. 17—20 мая 1941 г. были собраны около 6000 жуков и размещены в стеклах фонаря «летучая мышь»; они были оставлены в лаборатории на 6—8 суток при средней температуре 18,6° (с колебаниями от 15,5 до 21,7°) и средней относительной влажности воздуха 65% (с колебаниями 60—75%). Начиная со вторых суток жуки начали в массе гибнуть и через 6—8 суток смертность их превысила в отдельных стеклах 80%. Причина смертности — разрушительная деятельность выходящих из полости тела жуков личинок паразита.

Вскрытие части из оставшихся в живых жуков показало зараженность их только на 3%. Все оставшиеся в живых жуки были размещены в трех стеклах фонаря «летучая мышь», по 400 жуков в каждом. Они находились в стеклах 13—16 суток при средней температуре 19,1° (с колебаниями от 16,0 до 23,2°) и средней относительной влажности воздуха 62% (с колебаниями 55—78%). За такой продолжительный срок погибло менее 20% жуков. В данном случае гибель жуков от паразита почти совершенно исключалась из-за малой их зараженности (3%). Таким образом, при сильной зараженности погибло 75,8% жуков за короткий срок — 6—8 суток, а при слабой только 14—19% за 13—16 суток.

Без опыливания ядами более 75% жуков, т. е. все зараженные жуки, погибают до того времени, как они начнут питаться всходами конопли на посевах, личинки же паразита коконируются; а при опыливании мы уничтожаем жуков, погибающих от паразитов, и вместе с ними их паразитов. Такое мероприятие приносит больше вреда, чем пользы. В данном случае наносится больший вред нашему деятельному союзнику — паразиту, чем врагу — конопляной блохе.

Более целесообразным мероприятием является сбор жуков. Собранные жуки должны помещаться в садках и ящиках в комнате, где им ежедневно в течение 5—8 дней дается корм — листья конопли. В течение этого времени жуки погибают, а личинки паразита коконируются на дне садков и ящиков. На падалице конопли, приманочных посевах и крапиве жуки концентрируются в массе, на 1 взмах сачка попадается от 25 до 60 жуков. Для того чтобы собрать 400 000 жуков и поместить их в садки, мы затрачивали 18 рабочих дней, по данным же Щеголева [8], за 14 человеко-дней было собрано 3 млн. жуков. Следовательно,

при обычной зараженности жуков на 70—80% в это время можно получить из 3 млн. жуков 1,6—1,8 млн. паразитов.

Как уже сказано выше, в природных условиях Пензенской области масса паразитов, коконирующихся весною, гибнет от поздних весенних заморозков во второй половине мая, и иногда и в первой половине июня. Следовательно, можно спасти этих обреченных на гибель паразитов в коконах путем сбора жуков в мае сачком или марлевыми бреднями и выведения из них паразитов, которые должны выпускаться на посевы конопли после весенних заморозков.

Выводы

1. Глубокая осенняя запашка коноплянников спасает паразита от гибели в коконах при весенних заморозках, способствует лучшему сохранению паразита до появления нового поколения конопляной блохи. Кроме того, она предохраняет всходы конопли от ранних повреждений жуками.

2. Ранняя весна является периодом, когда конопляная блоха, сконцентрированная на всходах падалицы конопли, зарослях крапивы и приманочных посевах, заражена паразитом в сильной степени. При сильном заражении целесообразно не отравление блохи инсектисидами, а сбор ее и выведение из нее паразитов для выпуска их в поле на зараженные блохой посевы. Опыливание крапивы и приманочных посевов конопли необходимо ранней весной только тогда, когда зараженность жуков паразитами слабая.

3. Данные о степени зараженности блохи паразитом осенью и ранней весной можно использовать в целях прогноза вредной деятельности блохи. Поздние весенние заморозки в сильной степени определяют роль паразита в дальнейшем снижении численности блохи. При заморозках весной следует ожидать уменьшения значения паразита в снижении численности блохи.

Литература

1. Врублевский И., Влияние физических факторов (температуры, света, влажности) на интенсивность питания конопляной блохи, Лен и конопля, № 8, 1937.— 2. Дмитриев Г. В., Конопляный блошак в условиях правобережья Куйбышевского края, Защита растений, сборник № 5, Ленинград, 1935.— 3. Лукаш И. И., Вредители конопли, сборник ВНИКО «Конопля», Москва, 1938.— 4. Мейер Н. Ф., Таблицы для определения паразитических перепончатокрылых, Определитель повреждений культурных растений, 1934.— 5. Мейер Н. Ф., Биологический метод борьбы с вредными насекомыми, М.—Л., 1931.— 6. Теленга И. А., Основные закономерности эволюции паразитизма у наездников с точки зрения данных по сем. Braconidae, Журнал общей биологии, т. II, № 1, 1941.— 7. Щеголев В. Н., Конопляная блоха, Главнейшие вредители и болезни с.-х. культур в СССР, обзор за 1935 год, Ленинград, 1936.— 8. Щеголев В. Н., Эффективность приманочных посевов конопли в борьбе с конопляной блохой, Итоги научно-исследовательских работ Визра за 1936 год, ч. 2, Ленинград, 1937.— 9. Щеголев В. Н., Сельскохозяйственная энтомология. 1941.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2

СЕЗОННОЕ ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОННЫХ COPEPODA В ТОЛЩЕ ВОДНОЙ МАССЫ БЕЛОГО ОЗЕРА В КОСИНЕ ПО ОТДЕЛЬНЫМ СТАДИЯМ РАЗВИТИЯ

Е. В. БОРУЦКИЙ

Зоологический музей Московского государственного университета

Насколько нам известно, в литературе по пресным водам до сих пор нет ни одной работы, посвященной подробному разбору вопроса о вертикальном распределении планктонных Copepoda в толще водной массы озер отдельно по всем стадиям развития. Поэтому представляют интерес имеющиеся у нас данные по этому вопросу, полученные в результате обработки материалов из Белого озера в Косине.

Материал и методика

Материал по вертикальному распределению Copepoda по отдельным стадиям получен нами после обработки планктонных проб, собранных С. Н. Дуплаковым на этом озере. За период с июля 1930 г. по январь 1932 г. на самом глубоком месте озера (13 м) было сделано большое количество вертикальных серий, летом через каждые 7 дней, зимой реже. Через каждый метр от поверхности до дна насосом брались пробы по 25—50 л, которые процеживались через планктонную мелкоячеистую сеть Апштейна. В каждой пробе в счетной камере просчитывались все планктонные Copepoda по отдельным стадиям развития; взрослые особи и часто копеподиты просчитывались во всем осадке. К сожалению, небольшой размер статьи не позволяет изложить материал в полном объеме и приходится ограничиться приведением результатов обработки наиболее характерных для каждого сезона вертикальных серий. Результаты просчетов этих проб приведены в графиках (рис. 1—5) и в таблице.

Анализ результатов

В планктоне Белого озера в Косине встречаются 4 вида Copepoda: *Mesocyclops leuckarti*, *Mesocyclops oithonoides*, *Cyclops strenuus* и *Diaptomus graciloides*.

В период весеннего перемешивания все рачки на всех стадиях развития распределены равномерно от поверхности до дна, но с момента наступления летней стагнации распределение отдельных форм изменяется. У *M. leuckarti* и *M. oithonoides* наиболее типичный случай вертикального распределения летом наблюдается при относительно тихой погоде. Для примера на рис. 1 приведено распределение *M. leuckarti* в толще эпилимниона 10.VIII.1930. Распределение науплиусов 1-й стадии (N_1) в высшей степени постоянно. В редких случаях максимум науплиусов оказывается в самом нижнем слое эпилимниона, обычно же они распределены более или менее равномерно во всей толще эпилимниона. Совершенно иную картину мы наблюдаем в распределении рачков на следующих двух стадиях: личинки находятся в самом нижнем слое эпилимниона и вследствие плохой еще способности к плаванию не могут самостоятельно подняться в более высокие слои, давая максимум от 62 до 87%. С переходом из 3-й науплиальной стадии в 4-ю несколько изменяется и распределение рачков; хотя максимум в нижнем слое

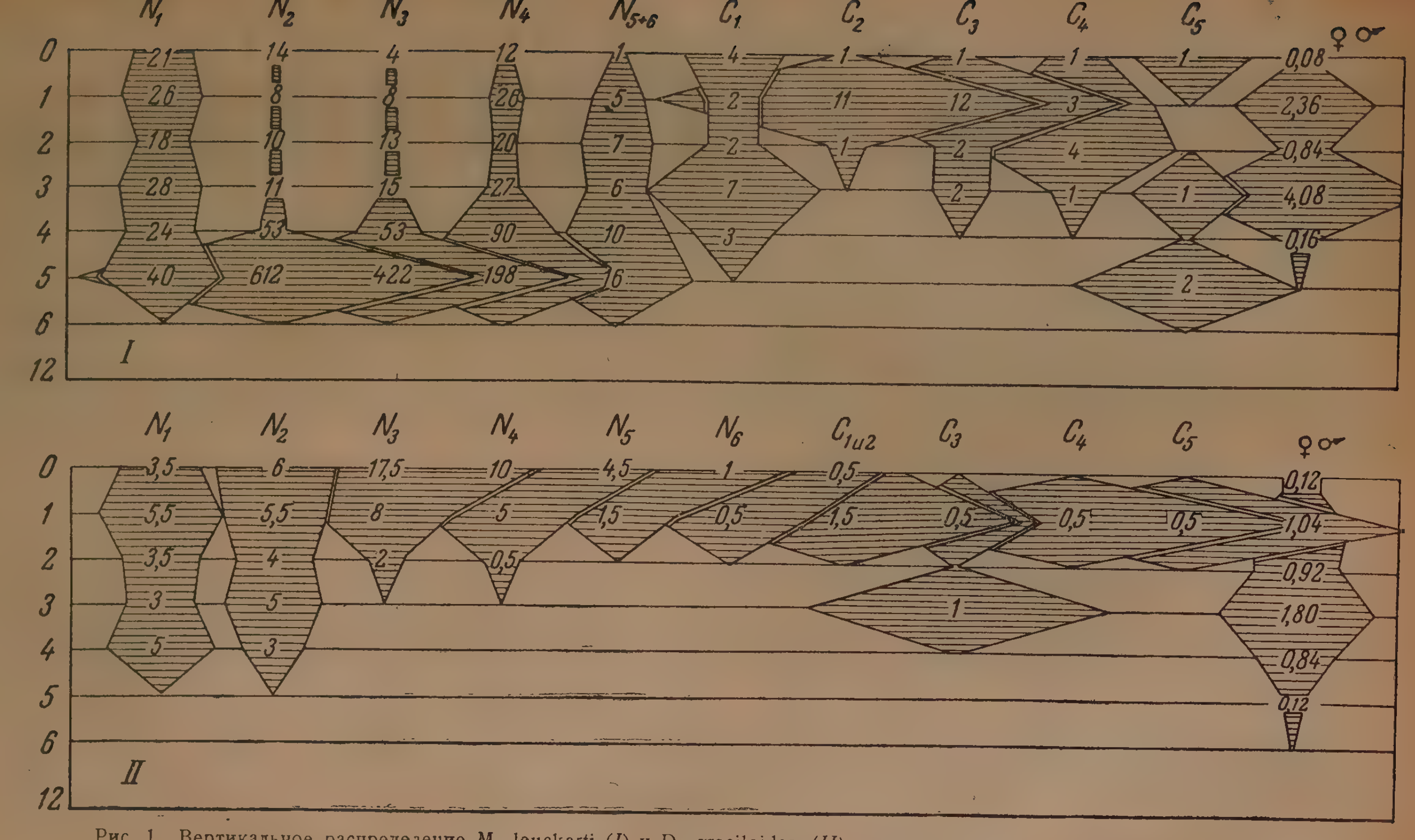


Рис. 1. Вертикальное распределение M. leuckarti (*I*) и D. graciloides (*II*) на разных стадиях развития в Белом озере в Косине в период летней стагнации утром 10.VIII.1930.

Цифры означают количества экземпляров в 1 см³, фигуры — количества в процентах

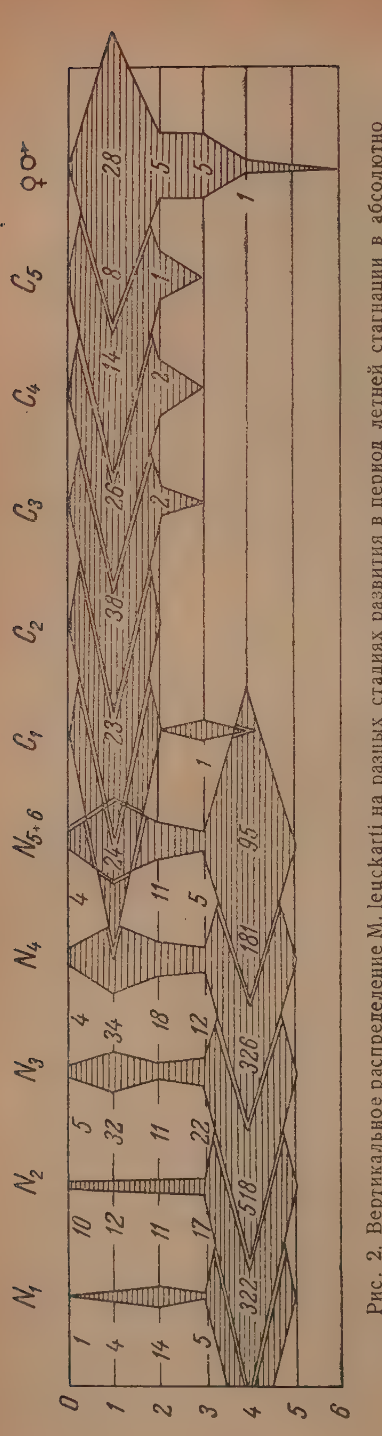


Рис. 2. Вертикальное распределение M. leuckarti на разных стадиях развития в период летней стагнации в абсолютно тихую погоду утром 9.VII.1931 г. в Белом озере в Косине

Обозначения, как на рис. 1

эпилимниона и наблюдается, но он менее резко выражен (53—75%), так как часть личинок делает попытки самостоятельно подняться в более высокие слои. Особенно резко эта тенденция проявляется у личинок на 5—6-й стадии (N_{5-6}), где для периода летней стагнации можно считать обычным почти равномерное распределение в толще эпилимниона. Что касается копеподитов, то они, в противоположность науплиусам концентрируются в более поверхностных слоях. Резче это выражено у рачков на 2-й копеподитной стадии (C_2), на последних же трех стадиях (C_3 — C_5) они имеют тенденцию к более широкому распределению во всей толще эпилимниона, так же как и половозрелые особи.

Но у M. leuckarti и M. oithonoides в период летней стагнации бывает и несколько иное распределение. В 1931 г. не было весеннего перемешивания до дна, а летом была исключительно тихая погода; вследствие этого в озере установилась в высшей степени характерная температурная стратификация: постепенное падение температуры от 26 до 17,7° от поверхности до температурного скачка на глубине 4 м и резкий скачок в слое от 4 до 5 м с 17,7 до 12,2°. При таких метеорологических условиях метаморфоз протекал в самом нижнем слое эпилимниона, где была сконцентрирована вся основная масса науплиусов (рис. 2). В противоположность рачкам на науплиальных стадиях особи на копеподитных держатся в поверхностном слое — в 1 м. Здесь же происходит превращение рачков в взрослые организмы; последние распространены во всей толще эпилимниона, но с максимумом в слое на глубине 1 м.

Из многочисленных летних серий за 1930 и 1931 гг. можно установить, что распределение D. graciloides резко отличается от распределения циклопов. На рис. 1 представлена более или менее типичная картина в период

летней стагнации. В противоположность циклопам, науплиусы D. graciloides на всех стадиях концентрируются в поверхностных слоях эпилимниона. Рачки на 1-й и 2-й науплиальных стадиях распределены довольно равномерно в толще от 0 до 4 м с незначительным максимумом в поверхностном слое. Личинки на следующих четырех науплиальных стадиях (N_3 — N_6) почти все концентрируются в поверхностном слое. Такой же образ жизни ведут и копеподиты; на первых стадиях максимум в поверхностных слоях, более взрослые личинки опускаются несколько ниже, в слой на глубине 1 м. Вертикальное распределение взрослых особей более обширно — во всей толще эпилимниона, с максимумом в слое на глубине 3 метров.

Что касается C. strenuus, то в мае, после весеннего перемешивания, рачки в озере встречаются на всех стадиях развития, и почти весь май до значительного прогрева поверхностных слоев (до 20°) основная масса науплиусов находится в поверхностных слоях, в то время как копеподиты больше держатся в более глубоких слоях. В период летней стагнации в водоеме встречаются только науплиусы, и притом в очень незначительных количествах преимущественно в нижних слоях эпилимниона.

Описанная картина распределения рачков в период летней стагнации не всегда так резко выражена. В зависимости от размера перемешивания воды характер распределения циклопов и диаптомусов меняется. Если перемешивания незначительны и захватывают лишь поверхностные слои эпилимниона, то изменения в распределении рачков почти не наблюдается. Перемешивания, захватывающие толщу всего эпилимниона или даже больше, дают другие результаты. В нижеследующей таблице приводим серию, взятую в момент значительного перемешивания, наступившего после продолжительного затишья.

Как видно из таблицы, M. leuckarti на всех стадиях развития распределены почти равномерно во всем эпилимнионе. Такое же распределение наблюдается и у других планктонных Copepoda. Однако после

Вертикальное распределение M. leuckarti на разных стадиях развития в период летней стагнации в ветреную погоду утром 7.VIII.1931 в Белом озере в Косине (цифры означают количество экземпляров в 1 л воды)

Глубина в м	Науплиальные стадии					Копеподитные стадии					♂ и ♀
	1	2	3	4	5—6	1	2	3	4	5	
0	2	18	20	18	8	4	1	2	1	—	—
1	11	19	23	14	8	4	—	—	1	1	3
2	7	16	15	9	4	2	3	2	2	1	6
3	8	13	23	16	5	4	3	4	3	1	10
4	7	15	22	18	7	6	1	3	2	—	2
5	4	27	29	13	4	—	—	—	—	—	1
6—12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

нескольких тихих дней довольно быстро устанавливается прежняя картина, типичная для периода летней стагнации.

Более резкие нарушения в вертикальном распределении рачков на отдельных стадиях производит осеннее перемешивание, которое в Белом озере захватывает всю водную толщу до дна. В это время все рачки на всех стадиях развития почти равномерно распределяются от дна до поверхности.

Отмеченные нами различия в распределении отдельных видов планктонных веслоногих раков в период летней стагнации наблюдаются и в другие времена года. Уже осенью, как только перемешивание прекращается и наступает затишье, сейчас же начинает восстанавливаться

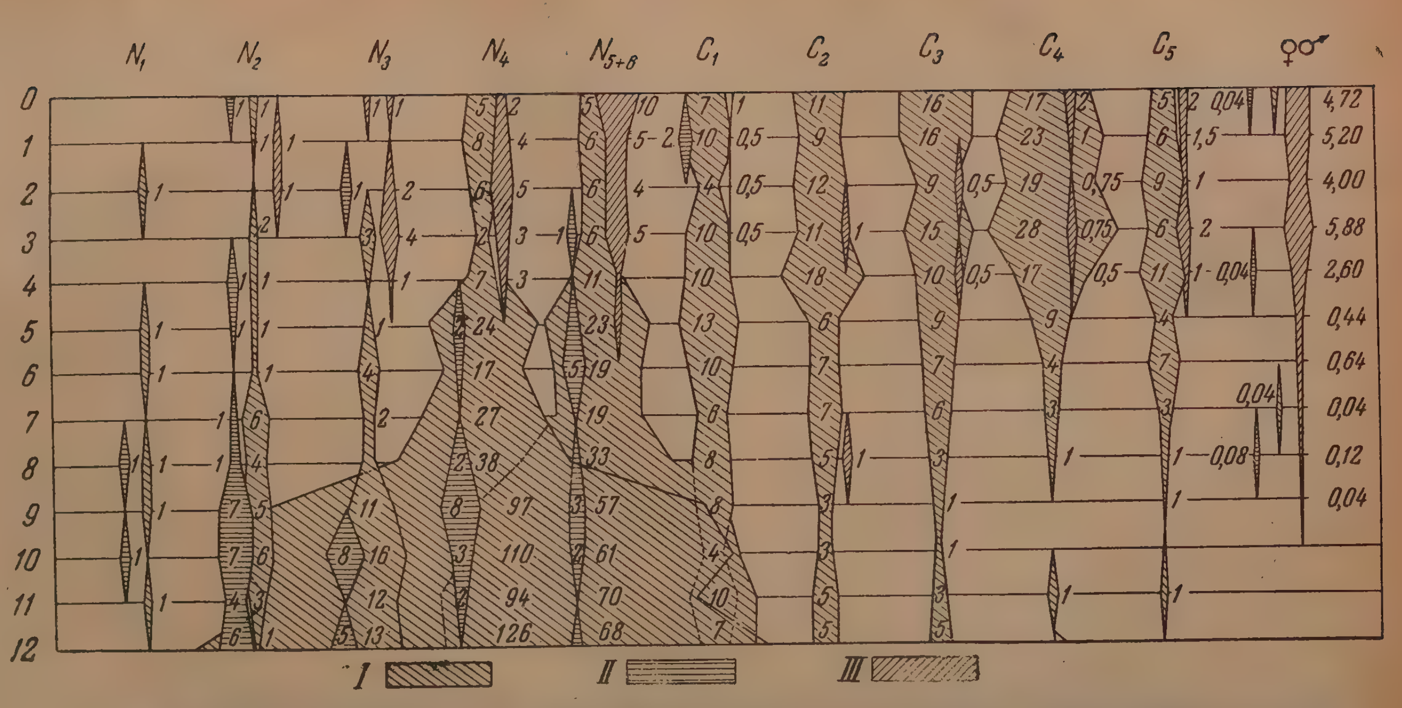


Рис. 3. Вертикальное распределение планктонных Copepoda на разных стадиях развития в момент временного затишья в период осеннего перемешивания утром 30.IX.1930. Цифры и фигуры означают количества организмов в 1 см³ воды

I — M. leuckarti, *II* — C. strenuus, *III* — D. graciloides

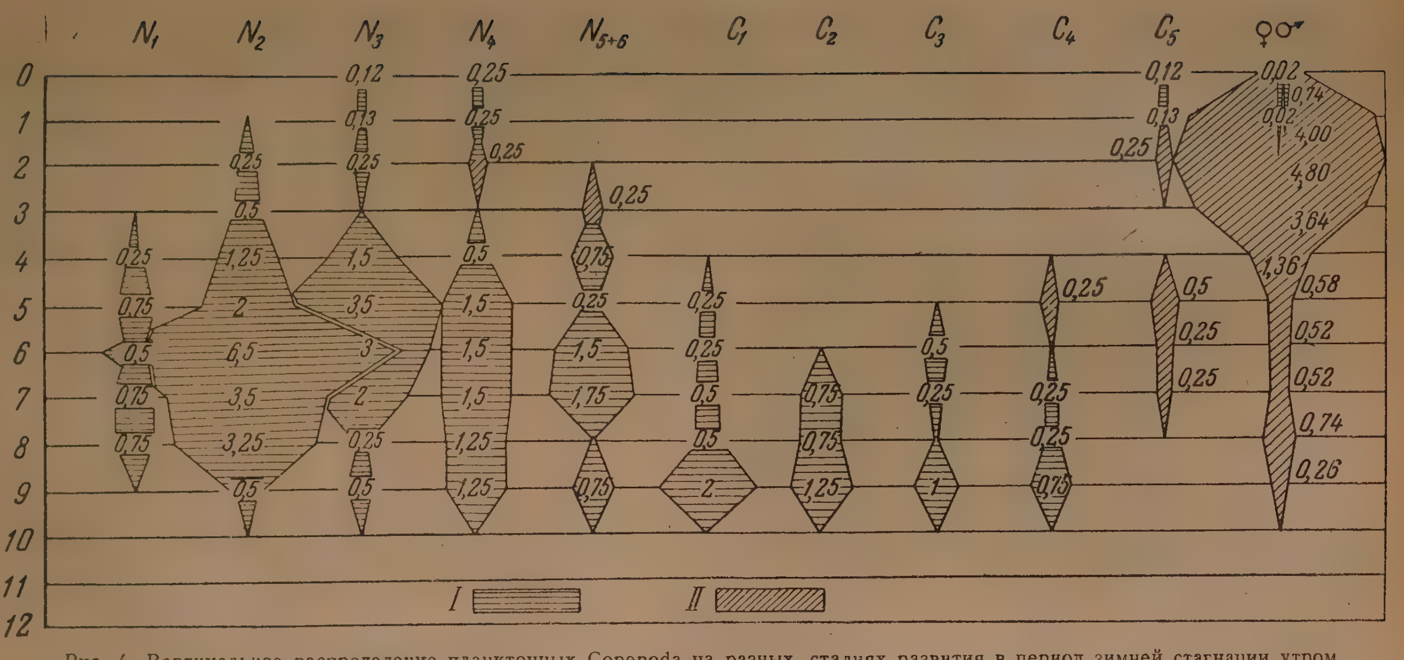


Рис. 4. Вертикальное распределение планктонных Copepoda на разных стадиях развития в период зимней стагнации утром 14. I. 1931. Цифры и фигуры означают количества организмов в 1 см³ воды

I — C. strenuus; *II* — D. graciloides

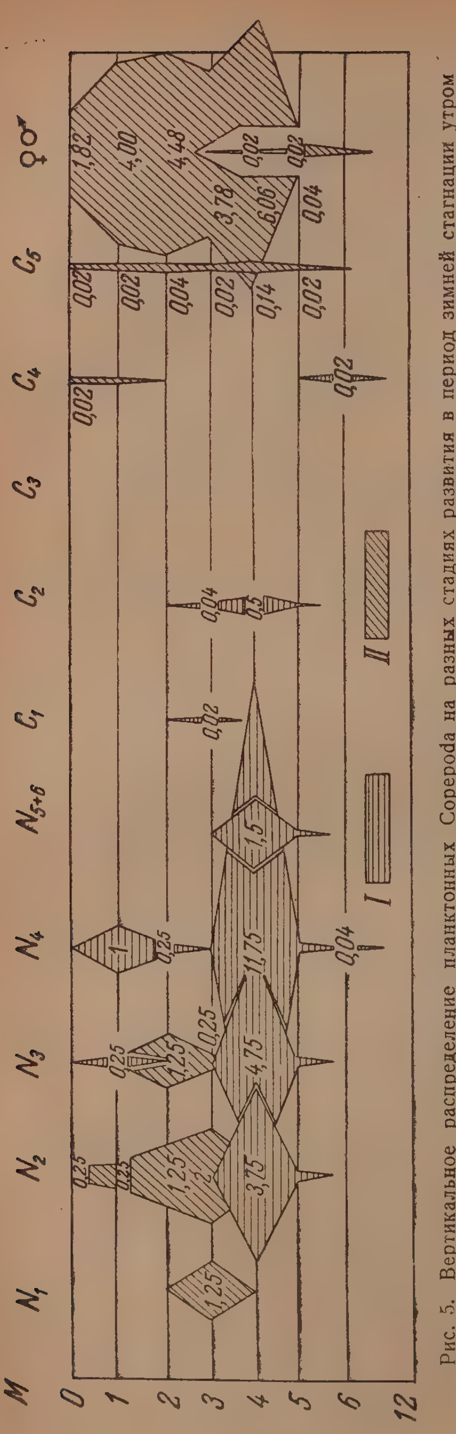


Рис. 5. Вертикальное распределение планктонных Copepoda на разных стадиях развития в период зимней стагнации утром 4. III. 1931. Цифры и фигуры означают количества организмов в 1 см³ воды

I — C. strenuus; II — D. graciloides

характерное распределение (рис. 3). Науплиусы M. leuckarti и E. oithonoides опускаются в нижние слои озера, постепенно увеличиваясь в количестве по направлению ко дну; копеподиты же, наоборот, поднимаются в верхние слои. Как хорошо видно из рис. 3, чем старше стадия, тем выше к поверхности она поднимается. Имаго в данный период в водоеме отсутствуют, и о распространении их говорить не приходится. Науплиусы D. graciloides поднимаются к поверхности и к 30.IX.1930 уже почти все концентрируются в толще от 0 до 4 м; то же самое наблюдается и у копеподитов, в то время как взрослые особи распространены от поверхности до глубины в 8 м и отсутствуют лишь в последних 4 м. По характеру своего распределения C. strenuus занимает промежуточное положение: науплиусы опускаются ко дну, как у M. leuckarti, но максимум их концентрируется не в придонном слое, а несколько выше; незначительное количество особей на копеподитных стадиях и взрослых экземпляров не позволяет установить их распределение, но, судя по зимним сериям, копеподиты, повидимому, распространены так же, как и науплиусы, а имаго встречаются во всей толще воды.

К моменту замерзания водоема M. leuckarti и M. oithonoides из планктона выпадают, перезимовывают особи на последних копеподитных стадиях и вновь появляются лишь после вскрытия озера. На зиму в планктоне остаются C. strenuus и D. graciloides. Зимнее распределение первого вида довольно своеобразно. Науплиусы C. strenuus встре-

чаются во всей толще воды, но с некоторым максимумом в нижних слоях населенной толщи. Так, 30.IX.1930 науплиусы были распределены до дна (12 м) с максимумом в слое на 9—10 м (рис. 3). Зимой подо льдом, по мере образования на дне H_2S и распространения его в более высокие слои, рачки поднимаются выше. Так, 24.XII.1930 и 14.I.1931 (рис. 4) при нижней границе распределения на глубине в 10—9 м максимум приходился на слой 5—7 м, причем у рачков на различных стадиях этот максимум варьировал в пределах этого слоя; верхняя граница распределения особей на копеподитных стадиях заметно опускается, а максимум находится в слое 9 м, почти в самом нижнем слое населенной водной толщи; однако единичные экземпляры на 5-й копеподитной стадии и половозрелые особи находятся в самом верхнем слое. 10.II.1931 при нижней границе распределения в слое 7 м максимум науплиусов поднимался до слоя от 6 до 4 м; распределение же копеподитов и имаго такое же, как 14.I. В марте, как можно видеть из рис. 5, основная масса рачков на всех стадиях развития концентрируется в слое 4 м, в то время как нижняя граница распределения поднимается до 6 м. К моменту вскрытия озера рачки все более и более поднимаются в поверхностные слои и только в период весеннего перемешивания опять устанавливается равномерное распределение во всей толще.

Что касается D. graciloides, то с поздней осени и всю зиму науплиусы в озере встречаются очень редко, копеподиты тоже сходят на-нет и только половозрелые экземпляры имеются в значительных количествах. Копеподиты встречаются преимущественно в нижних слоях, половозрелые особи — во всем населенном слое, концентрируясь у поверхности до глубины в 3 м. На рис. 3 и 4 представлены типичные картины зимнего распределения D. graciloides. К моменту вскрытия озера интенсивное распространение H_2S вверх со дна лимитирует распространение рачков верхними 5—6 м, лишенными сероводорода; рачки распределены почти равномерно до глубины 5 м (рис. 5).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2

К ПРОБЛЕМЕ ОБОГАЩЕНИЯ КОРМНОСТИ ВОДОХРАНИЛИЩ ЮГО-ВОСТОКА УКРАИНЫ [1]

П. А. ЖУРАВЕЛЬ

Научно-исследовательский институт гидробиологии Днепропетровского государственного университета

Мы не можем ждать милостей от природы; взять их у нее — наша задача.

И. В. Мичурин

I

Основной задачей советской гидробиологии является разработка проблемы повышения биологической продуктивности морских и континентальных водоемов. Одной из составных частей этой проблемы является вопрос интродукции новых промысловых объектов и кормовых организмов в недонаселенные водоемы (Жадин [12, 13], Зенкевич [22]). К недонаселенным водоемам следует в первую очередь отнести новые водохранилища.

То или иное водохранилище по ряду свойств отличается от исходных водоемов, на месте которых оно образовалось, как по гидрологическому, так и по биологическому режиму. Вследствие этого в водохранилище могут обитать такие организмы, которых было немного в исходных водоемах или которые даже полностью в них отсутствовали. Это обстоятельство необходимо учитывать как при изучении формирования биологического режима водохранилища, так и при разработке вопроса о введении в него новых промысловых и кормовых организмов.

В настоящей статье имеется в виду рассмотреть вопрос о возможности вселения в водохранилища юго-востока Украины некоторых представителей фауны беспозвоночных лиманного комплекса, с целью обогащения их естественных кормовых (для рыб) ресурсов. Обогащение кормности водохранилищ особенно важно в связи с тем, что ставится вопрос об усилении в них рыбных запасов.

К наиболее крупным водохранилищам юго-востока Украины относятся: Днепровское, или озеро Ленина (образованное на Днепре на участке — Верхнеднепровск — Днепропетровск — Кичкас), Самарское, или Самарский участок Днепровского водохранилища (на р. Самаре-Днепровской), водохранилища Кривбасса — Карачуновское (на р. Ингульце) и Крэсовское (на р. Саксагани).

II

Вследствие причин исторического порядка (например влияния ледникового периода), а в некоторых случаях и причин топографических (как-то — наличие в реках порожистых участков и пр.), ряд южнорусских рек недонасыщен фауной, в том числе и наиболее эвригалинными

[1] Приведенные здесь материалы в кратком виде были доложены на Всесоюзном гидробиологическом совещании при Зоологическом институте АН СССР в марте 1949 г.

представителями из фауны лиманного комплекса (фауной каспийского типа). К таким рекам относится Днепр и некоторые его притоки.

После того как ледниковые явления утихли и в реках образовался более благоприятный режим, они начали заселяться животными как за счет форм, уцелевших местами непосредственно в реках, а особенно в водоемах придаточной системы, так и за счет иммиграции ряда представителей из низовий — приморских участков. Это заселение продолжается даже и в наше время.

Из наиболее часто встречающихся бентосных и бентонектонных форм фауны беспозвоночных морского происхождения (наиболее эвригалинных представителей лиманного комплекса) в дельте Днепра обитает 43 вида, но на участке от дельты до Днепропетровска (протяженность несколько больше 400 км) из них постепенно выпадает 33 вида, а только до Кичкаса выпадает 26 видов.

Как известно, некоторые представители этой фауны в Волге и в Дону распространены почти до верховья [например, Paramysis ullskyi (= Metamysis strauchi) в Волге и Diamysis pengoi в Дону]; в Днепре же они обитают или в самом низовье (Diamysis pengoi), или распространены до порогов — теперь до плотины (Paramysis ullskyi).

Причину такого неодинакового распространения Paramysis ullskyi в Волге и Днепре следует, очевидно, искать прежде всего в наличии на Днепре порожистого участка. Для ряда представителей серьезным препятствием при распространении вверх по Днепру является мощное течение. Но некоторые формы, преодолев течение, встретились еще с более значительным препятствием — порогами, где течение было особенно мощным; кроме того, здесь было много мест с каменистыми грунтами. Преодолеть силу течения на порогах смогли только очень немногие виды. Распространение некоторых видов, вероятно, лимитирует и опреснение.

Такое уменьшение количества видов в Днепре, по направлению снизу вверх, не может не сказываться на биологической продуктивности отдельных его участков. Недонасыщенность фауны Днепра и его притоков, в свою очередь, влечет также недонасыщенность фауны и в возникших здесь водохранилищах: Днепровском, Самарском и водохранилищах — Кривбасса — Карачуновском и Крэсовском.

Водохранилища юго-востока Украины характеризуются: а) значительными размерами (некоторые и довольно заметными глубинами — особенно Днепровское); б) полупроточностью, а в весенний паводковый период и почти полной проточностью; в) значительной осветленностью воды; г) сравнительно благоприятным кислородным режимом[2] — в Днепровском водохранилище даже в середине лета (7.VIII.1934) на глубине 50 м было 46% кислорода, а в 1935 г. (13.VIII) на большей глубине (56 м) — 59,9% (в остальных водохранилищах кислородное насыщение летом у дна значительно выше — 57,5—69,3%); в зимний период (24.I.1939) на глубине 45 м в приплотинном участке кислородное насыщение равнялось 70,8%; д) наличием более низких температур на значительных глубинах в летний период по сравнению с таковыми поверхностных слоев и отсутствием резких ее колебаний; например, в Днепровском водохранилище 7.VIII.1934 в приплотинном участке на глубине 50 м разница в температурах воды поверхностного слоя и придонного равнялась 7,5°; е) средней (в Днепровском) и повышенной (в остальных) минерализацией и щелочной реакцией воды — pH достигает 8,3—8,75 (повышение минерализации в ряде случаев бывает особенно за счет гидрокарбонатов и сульфатов).

[2] В первые годы существования водохранилищ в ряде случаев в летний период в придонных слоях наблюдалось значительное кислородное напряжение, вплоть до заморных явлений (Самарское водохранилище). В последующие годы кислородный режим в водохранилищах постепенно улучшался.

Из приведенного видно, что по ряду признаков водохранилища юго-востока Украины напоминают собой лиманы или же прилиманные участки южнорусских рек.

Гидрологические и физико-химические условия указанных водохранилищ позволяют обитать в них (и развиваться в значительных количествах) и некоторым представителям фауны, которые или совсем не встречались в исходных водоемах, или встречались в незначительном количестве (Hypania invalida, Dreissena polymorpha, Dreissena bugensis, Mesomysis kowalewskyi и др.). Нам представляется, что в этих водохранилищах смогут обитать и некоторые представители фауны из наиболее эвригалинного лиманного комплекса: полихеты (амфаретиды), моллюски, ракообразные — амфиподы, кумацеи и мизиды. Эти организмы представляют собой преимущественно эпифауну, и они займут в водохранилищах в основном недонаселенные места. Вселение указанных организмов в водохранилища обогатит их кормность. Кроме того, будучи эпифауной, они более доступны для рыб, нежели представители инфауны (ряд олигохет - тубифицид и тендипедид). Об этом свидетельствует поедание в пресноводных водоемах промысловыми видами рыб организмов из группы лиманного комплекса (данные Л. С. Берга, А. Н. Державина и др.). В Днепровском водохранилище мизиду Mesomysis kowalewskyi в заметном количестве поедает ряд рыб — молодь окуня, судака, щуки, жереха; в одном случае в щучке длиной 9 см было обнаружено 25 экз. взрослых мизид (Г. Погребняк, мизиды определялись нами). Поедают здесь мизид и другие рыбы.

О возможности использования некоторых представителей фауны беспозвоночных лиманного комплекса в качестве объектов для интродукции в указанные водохранилища свидетельствует ряд данных: 1) распространение этих организмов в нижних частях южнорусских рек, особенно в их низовьях, где в ряде мест бывает замедленное течение и более значительные глубины; 2) встречаемость их в озерах; 3) распространение в некоторых водохранилищах (например, в Днепровском — в приплотинном участке Hypania invalida и в нижней части водохранилища Dreissena bugensis, последняя с 1941 г.; в Днепровском и Самарском — Mesomysis kowalewskyi и др.); 4) высокая жизнеспособность некоторых из них, о чем свидетельствует ряд исследований в природе и наблюдений в искусственных условиях.

Необходимо проведение систематических биоэкологических и паразитологических исследований этих организмов.

В связи с возможным кислородным напряжением во вновь образующихся водохранилищах в первые годы их существования, мероприятия по интродукции в них в эти годы или не следует проводить совсем, или же их нужно проводить с учетом кислородного дефицита. Неудача акклиматизации в Днепровском водохранилище в 1933 г. сиговых рыб, вероятно, в значительной мере связана с недоучетом кислородного напряжения — ее следовало бы здесь проводить 2—3 года спустя, после улучшения кислородного режима.

Мы не проектируем для вселения в водохранилища дрейссен (Dreissena polymorpha и Dr. bugensis) из-за возможного отрицательного влияния их на гидросооружения (до выработки радикальных способов борьбы с ними на гидросооружениях). В настоящее время дрейссены могут быть в отдельных случаях использованы для усиления кормности только в водоемах, имеющих исключительно рыбохозяйственное значение.

III

Нами изучались некоторые животные лиманного комплекса в природе и в искусственных условиях. Результаты этих наблюдений излагаются ниже.

Hypania invalida (Grube) (Polychaeta)

Полихета Hypania invalida в водоемах системы нижнего Днепра имеет довольно широкое распространение (Журавель [18, 19, 20, 21], Берестов [4]). Осенью 1937 г. мы несколько дней держали полихет, взятых в приплотинном участке водохранилища, в аквариуме с водой из этого же водохранилища. В августе 1940 г., во время гидробиологической экспедиции на нижний Ингулец, мы несколько дней держали эту полихету в аквариуме с водой из нижнего Ингульца и из Днепра.

В мае 1946 г. на протяжении 10 дней (с 13 по 22.V) в районе приплотинного участка восстанавливаемого Днепровского водохранилища нами проводились наблюдения над жизнью полихеты в аквариуме. В аквариум емкостью 4 л было помещено 15 полихет. Вода для аквариума бралась из водоема, и отсюда же был взят заиленный песок для грунта и немного мелкого детрита. На протяжении периода наблюдений вода в аквариуме несколько раз менялась. В некоторые дни температура в аквариуме во второй половине дня доходила до 20°. К концу наблюдений из 15 помещенных в аквариум полихет выжило 14.

В конце мая 1947 г., также в районе приплотинного участка Днепровского водохранилища (тогда в значительной мере уже восстановленного), на протяжении суток производились наблюдения над жизнью этих полихет в аквариумах с водой как из водохранилища (взятой с поверхности и с глубины), так и из р. Самары-Днепровской, взятой несколько выше гор. Новомосковска (у с. Вороновки). Наблюдения сопровождались измерениями температуры воды в аквариумах; также были изучены химические изменения воды аквариумов, происшедшие на протяжении периода наблюдений (кислород, pH, азотистые соединения, железо). С этой целью были проведены химические анализы воды перед наполнением аквариумов и после прекращения наблюдений.

Были проведены и солевые анализы воды, которой наполнялись аквариумы. Из приведенных в табл. 1 данных видно, что кислородное насыщение в аквариумах к концу наблюдений значительно снизилось. Наибольшее снижение наблюдалось в аквариумах, наполненных водой из поверхностных слоев водохранилища (28,3%). В этих аквариумах к концу наблюдений погибло около 50% червей. В тех же аквариумах, где кислородное насыщение снизилось до 42%, гибели червей не наблюдалось. Это относится к аквариумам с водой из р. Самары-Днепровской. Как известно, вода этой реки имеет повышенную минерализацию (что видно и по весенним анализам — см. табл. 1); в районе выше гор. Новомосковска (где была взята вода для заполнения аквариумов) повышение минерализации идет особенно за счет сульфатов. Очевидно, эта повышенная минерализация воды способствовала лучшему выживанию червей. Наибольшее снижение кислородного насыщения в аквариумах с водой из поверхностных слоев, очевидно, было связано с отмиранием и разложением фитопланктеров, которых было заметно больше, нежели в воде аквариумов из придонных (49 м) слоев.

В конце мая 1947 г. в приплотинном участке водохранилища было очень много полихет (свыше 1000 экз. на 1 м²); они встречались здесь также и на наибольших глубинах. Кислородный режим тогда и на глубинах до 50 м был довольно благоприятен (67,7% насыщения). Здесь же, на глубинах до 50 м, кроме полихет, встречались и некоторые речные формы из олигохет, моллюсков, ракообразных и тендипедид.

В августе того же года гидробиологическая экспедиция Института гидробиологии в этом месте полихет не обнаружила; отсутствовали и речные представители фауны из указанных выше групп. Не обнаружены при исследованиях в том же году в осенний период полихеты и нами. В илу, приносимом драгой, мы видели много их пустых домиков. Гибель полихет (и представителей речной фауны) произошла, очевидно,

Данные химических анализов воды при проведении

Откуда бралась вода для аквариумов	Горизонт забора воды	Время анализов	O_2—% насыщения	pH	NH_3
Днепровское водохранилище	Поверхность	Перед заполнением аквариумов	89,7	8,05	0,1
	То же	После прекращения наблюдений (через сутки)	28,3	7,4	0,1
	Глубина 49 м	Перед заполнением аквариумов	67,7	7,4	0,1
	То же	После прекращения наблюдений (через сутки)	38,3	7,3	0,25
р. Самара-Днепровская, выше гор. Новомосковска (у с. Вороновки)	Поверхность	Перед заполнением аквариумов	71,7	8,3	0,1
	То же	После прекращения наблюдений (через сутки)	42,0	7,5	0,25

вследствие кислородного напряжения в летний период, так как кислород (по данным гидрохимической лаборатории Института гидробиологии) на больших глубинах в августе отсутствовал (удел первого года существования водохранилища). В последующие же годы кислородный режим здесь и на больших глубинах будет постепенно улучшаться, и тогда условия для обитания полихет снова станут благоприятными [3].

Следует указать, что, по тем же данным, в августе 1948 г., некоторое количество кислорода здесь уже имелось (10% насыщения).

Просмотр содержимого кишечников полихеты, производившийся нами, Е. А. Домаевой и К. И. Бенько, приводит нас к заключению, что гипании питаются органическими иловыми частицами и мелким детритом. Известно, что эту полихету поедают рыбы (лещ и другие).

Нам представляется, что в ряде мест Днепровского водохранилища, а также и в некоторых других водохранилищах юго-востока Украины эта полихета может найти для своего обитания подходящие условия и стать здесь дополнительным кормовым объектом для промысловых видов рыб.

Mesomysis kowalewskyi Czern. (Mysidacea)

Мизида Mesomysis kowalewskyi имеет широкое распространение в водоемах системы нижнего Днепра. В свое время ее распространение, наряду с другими видами, было отмечено только до гор. Никополя

[3] В феврале 1950 г. здесь установлено наличие Hypania invalida.

Таблица 1

наблюдений над полихетой Hypania invalida в мае 1947 г. (в мг/л)

NO_2	Fe	Cl′	SO_4''	HCO_3'	Ca	Mg
0,005	0,1	4,9	16,8	—	56,3	12.3
0,05	0,5	—	—	—	—	—
0,05	0,25	—	—	—	—	—
0,2	0,5	—	—	—	—	—
0,05	0,05	264,8	423,5	159,3	135,2	56,4
0,05	0,1	—	—	—	—	—

(1925), а мизид, без указания видов до порогов (1929) [1]. По р. Ингульцу она распространена на протяжении свыше 200 км, вверх от устья до района несколько выше с. Николо-Козельска (наши наблюдения 1948 г.).

По Днепру до сооружения плотины Днепрогэса (по нашим наблюдениям [19, 20, 21]) она была распространена вплоть до первого снизу порога «Вильного»; обитала преимущественно в более тиховодных местах. Быстрое течение на порогах было непреодолимым препятствием для ее распространения выше по Днепру. Так как Днепровская плотина построена несколько ниже (на 10 км) предельного пункта тогдашнего распространения этой мизиды по Днепру, то она очутилась в низовье возникшего водохранилища. Водохранилище наполнялось водой на протяжении почти четырех лет (с осени 1931 г. по весну 1934 г.), и подтоп проходил постепенно. По мере распространения подтопа происходило и распространение вверх мизид. Заселяли мизиды не только стержневую часть водохранилища, но и залитые притоки и балки (до верховьев подтопа). Таким образом мизида попала и в Самарское водо-

---

[1] Из ряда мизид, встречающихся в нижней части Днепра, до первого снизу порога «Вильного» было распространено только два вида; вторым видом была Paramysis ullskyi (= Metamysis strauchi), встречавшаяся здесь в более заметных количествах. Но в водохранилище, она не сохранилась — вероятно, не смогла пробраться в верховья водохранилища через места со значительным кислородным дефицитом в первые годы его формирования.

хранилище, где также широко распространилась (выше гор. Новомосковска). Мы неоднократно проводили наблюдения над мизидами Днепровского и Самарского водохранилищ, как в водоеме, так и в аквариумах.

В мае 1946 г. в районе приплотинного участка (тогда остатка) Днепровского водохранилища на протяжении 10 дней (с 13 по 22.V) нами производились наблюдения над жизнью этой мизиды в аквариуме. 10 мизид (8 самок и 2 самца) были помещены в аквариум емкостью 4 л, наполненный водой из водоема. В качестве грунта в аквариум был взят из водоема заиленный песок и сверху положено немного мелкого детрита. На протяжении периода наблюдений в аквариуме несколько раз менялась вода. В наиболее теплые дни температура воды в аквариуме доходила до 20°. На шестой день наблюдений (18.V) в аквариуме появилось несколько личинок мизид, но жили они всего несколько часов. Это указывает, что весеннее размножение у этой мизиды в нашей местности начинается с мая [5]. До конца наблюдений из 10 помещенных в аквариум мизид выжило 7.

Осенью 1948 г. (октябрь — ноябрь) мизиды, выловленные в Днепровском водохранилище у Днепропетровска, жили в Институте гидробиологии в аквариумах и бидонах свыше месяца. Аквариумы и бидоны наполнялись водопроводной водой, и вносилось немного мелкого детрита. В один из бидонов емкостью в 25 л воды было помещено около 500 мизид. После этого мизиды были перевезены в Карачуновское водохранилище Кривбасса. Перевозка производилась в бидонах. Гибели мизид при перевозке не наблюдалось.

В сентябре 1948 г. эта мизида была перевезена нами (совместно с Н. И. Киреевым) из р. Ингульца (район с. Николо-Козельск) в Крэсовское водохранилище. Перевозка продолжалась в течение суток. Температура воздуха днем доходила до 20°. Гибели мизид не наблюдалось.

Всего в водоемы Кривбасса в 1948 г. было перевезено около 1000 мизид. Перевозку необходимо повторить, притом в больших количествах. Выпускавшиеся в водоемы мизиды сразу же активно плавали.

Мизиды жили у нас в аквариумах даже при кислородном насыщении в 40%, при температуре 15—16°; при снижении кислородного насыщения ниже 40% и повышении температуры мизиды начинали погибать.

В Днепровском водохранилище Mesomysis kowalewskyi встречается довольно часто. В нижней и средней частях водохранилища (где существуют большие глубины) больше всего мизид в прибрежье; в верхней же части они обитают почти повсеместно. Здесь в драгу Дорогостайского, протянутую на 20—30 м, местами попадает до 100 экз.

В литературе имеется ряд указаний о поедании этой мизиды рыбами. Как указывалось, в Днепровском водохранилище ее поедают в заметном количестве как мирные, так и хищные рыбы. В небольшой щучке — сеголетке (длина 9 см), выловленной в августе 1947 г. в одном из заливов, Г. Погребняк обнаружила 25 экз. взрослых мизид (эти мизиды определялись нами).

Нам представляется, что Mesomysis kowalewskyi может найти для себя благоприятные условия существования и в Карачуновском водохранилище Кривбасса (а может быть, и в Крэсовском) и стать там дополнительным кормным объектом для промысловых видов рыб.

[5] По нашим наблюдениям, размножение Mesomysis kowalewskyi в Днепровском водохранилище и в нижней части р. Ингульца на протяжении теплого периода года происходит с мая по сентябрь и проходит двумя циклами, в основном в мае и августе. После каждого цикла в водоеме встречаются только молодые особи — вероятно, предыдущая генерация отмирает.

Limnomysis benedeni Czern.

Распространение Limnomysis benedeni в плавневой системе Днепра прослежено значительно выше гор. Никополя — по плавневой р. Конке до с. Скельки, где она обнаружена и в некоторых пойменных плавневых озерах. По р. Ингульцу ее распространение в 1940 и 1948 гг. нами прослежено от устья до села Снигиревки (около 100 км от устья).

Наше внимание было особенно обращено на факт встречаемости этой мизиды в ряде пойменных озер плавневой системы Днепра: Хрещатом — в районе с. Скельки (на левобережье, значительно выше гор. Никополя), Песковатом (Кривошейном) — в районе сел. Большая Лепетиха (на правобережье, ниже гор. Никополя), Розсохи — в районе гор. Каховки (на левобережье). В этих озерах имеются явные признаки заболоченности.

Встречаемость в них в конце лета мизиды Limnomysis benedeni (и отсутствие других мизид) указывает на ее довольно высокую выносливость. Мизиды попадались здесь как при сборе сачком (в одном случае до 14 экз.), так и в дночерпатель. Среди вылавливавшихся особей заметно преобладали самки, выводковые сумки которых в ряде случаев были наполнены зародышами (до 10 и больше). Длина половозрелых самок — 9—10 мм.

Особого внимания заслуживает то, что вода в этих озерах имеет довольно низкую общую минерализацию, значительно ниже днепровской воды и в том числе Днепровского водохранилища и несравненно ниже любого притока (и построенных на них водохранилищ). Встречаемость Limnomysis benedeni от Каспия, Азовского моря и лиманов до озер, о которых шла речь, является ярким подтверждением ее чрезвычайно широкой эвригалинности.

В 1940 г., во время гидробиологической экспедиции Института гидробиологии на нижний Днепр и нижний Ингулец, а также в 1948 г. во время осенней поездки по нижнему Ингульцу (совместно с Н. И. Киреевым) мы проводили наблюдения над этой мизидой как в водоемах, так и в аквариумах. В водоемах лимномизис обитает преимущественно среди зарослей макрофитов, где местами встречается в довольно заметных количествах. Например, в Ингульце у с. Снигиревки в 1948 г. в осеннее время в драгу Дорогостайского, протянутую на 10—15 м, часто попадало свыше 100 мизид.

В осенний период мы держали этих мизид довольно продолжительное время (свыше месяца) в небольших аквариумах (наполненных водой как из водоема, так и из водопровода), где они давали жизнеспособное потомство (наши наблюдения и наблюдения К. И. Бенько). Помещались мизиды и в аквариумы с водой из различных водохранилищ юго-востока Украины (Днепровского, Самарского, водохранилищ Кривбасса) и во всех случаях они выживали хорошо.

Нам представляется, что мизиды в основном питаются мелким детритом; поэтому в качестве пищи мы добавляли в аквариумы немного такого детрита, взятого или из водоема, или из давно стоявшего аквариума.

Осенью 1948 г. нами (совместно с К. И. Бенько, Н. И. Киреевым и др.) лимномизис в опытном порядке из нижнего Ингульца была перевезена в Самарское водохранилище, водохранилище Кривбасса, Эрастовский пруд и два залитых водой карьера на Криворожье — Тарапаковский и карьер у Крэсовского водохранилища. Всего в 1948 г. перевезено около 8 тысяч этого вида мизид. Перевозка производилась в бидонах с водой и была удачной.

При перевозке гидрохимиками института производилась проверка степени кислородного насыщения в воде бидонов. Временами кислородное насыщение снижалось до 25%, но и при таком дефиците кислорода

гибели мизид не наблюдалось. Обогащение воды в бидонах кислородом производилось путем периодического легкого перемешивания в них воды. В некоторые периоды приходилось держать бидоны в герметически закрытом состоянии. Процесс перевозки, от начала вылова мизид до их выпуска в водоемы, длился несколько дней (до 10). Выпускавшиеся в водоемы мизиды сразу же активно плавали.

Перевозку лимномизиса на следующий год необходимо повторить, причем в значительно больших количествах.

Как известно, в водоемах, где встречается эта мизида, ее поедают рыбы. Нам представляется, что Limnomysis benedeni может найти для себя во всех указанных водоемах вполне благоприятные условия и стать там дополнительным кормным объектом для промысловых видов рыб.

Pseudocuma cercaroides Sars (Cumacea)

В прибрежье левого берега левого рукава Днепра, непосредственно ниже плотины Днепрогэса, при драгировке в конце мая 1946 г. была обнаружена Pseudocuma cercaroides. В драгу Дорогостайского, протянутую на 5—8 м, попадало свыше десятка этих рачков. Были выловлены преимущественно самки.

Как известно, на Днепре, непосредственно ниже плотины расположен большой остров Хортица, и Днепр здесь течет двумя рукавами — правым («Старый Днепр») и левым («Новый Днепр»). Псейдокума встречается преимущественно в прибрежье, в местах с заиленным грунтом. Так как до последних лет кумовые в понто-азовских реках выше 100—150 км от устья не обнаруживались, то наша находка этого рачка в Днепре непосредственно ниже плотины Днепрогэса (около 350 км от лимана) представляет определенный интерес (1948).

Вода в этом участке Днепра (как и в других) имеет пониженную минерализацию и жесткость. Но Pseudocuma cercaroides обитает и в водоемах с повышенной и высокой минерализацией (в лиманах и некоторых морях), что свидетельствует о ее весьма широкой эвригалинности.

Кроме Pseudocuma cercaroides, из организмов лиманного комплекса здесь встретились полихета Hypania invalida, ракообразные Jaera sarsi, Paramysis ullskyi (= Metamysis strauchi), Paramysis kowalewskyi и др.

В мае 1947 г. в том же пункте Днепра при драгировке в прибрежной зоне у левого берега Нового Днепра были обнаружены те же представители фауны, что и в мае 1946 г. Среди выловленных особей псейдокум явно преобладали самки.

Во второй половине октября 1947 г. нами (совместно с Н. И. Киреевым) была произведена опытная перевозка Pseudocuma cercaroides из Днепра ниже плотины Днепрогэса в Днепропетровск. Рачки вылавливались в Новом Днепре, несколько выше пароходной пристани «Запорожье», у левого берега, помещались в банки с водой и перевозились поездом. И в этот раз среди выловленных особей явно преобладали самки. Несмотря на весьма неблагоприятные условия перевозки (резкие колебания температуры и др.), гибель рачков была незначительной — 2%.

Следует указать, что в месте вылова рачков в октябре 1947 г. проходил поток сточных заводских вод. Вследствие этого вода здесь имела буроватый оттенок, а донные отложения — желтоватый цвет и в них имелась примесь мазутоподобных веществ. Несмотря на столь неблагоприятные условия, все же рачки здесь держатся.

В лабораторных условиях в институте псейдокумы продолжительное время жили в аквариуме. Несколько экземпляров этих рачков были

помещены в аквариум, в котором находились караси; вскоре рачки рыбами были съедены. Как известно, имеются сообщения ряда авторов о поедании кумовых рыбами. Я. А. Бирштейн указывает, что в низовьях

Таблица 2

Ориентировочный план вселения беспозвоночных в водохранилища юго-востока Украины

Название водохранилища	Участки водохранилищ	Названия организмов, проектируемых для переселения	Место взятия
Днепровское (на р. Днепре).	Все водохранилище	Paramysis sarsi	Нижний Днепр
	Верхняя часть	Hypania invalida, Paramysis ullskyi (=Metamysis strauchi), Pseudocuma cercaroides	То же
	Низовье	Hypania invalida	То же
	Заливы	Limnomysis benedeni	Нижний Ингулец
Самарское (на р. Самаре-Днепровской).	Все водохранилище	Limnomysis benedeni, Amathillina cristata	Нижний Ингулец
	Верхняя часть	Hypania invalida, Paramysis sarsi, Pseudocuma cercaroides	Нижний Днепр
	Низовье	Hypania invalida, Paramysis sarsi, Pseudocuma cercaroides	То же
Карачуновское (на р. Ингульце, Кривбасс).	Все водохранилище	Amathillina cristata, Mesomysis kowalewskyi, Limnomysis benedeni	Нижний Ингулец
	Верхняя часть	Hypania invalida, Paramysis sarsi, Pseudocuma cercaroides	Нижний Днепр
Крэсовское, (на р. Саксагани, Кривбасс).	Все водохранилище	Hypania invalida, Amathillina cristata, Limnomysis benedeni	Нижний Ингулец

и в дельтах Волги и Дона эти рачки служат важным объектом питания для ряда промысловых рыб; «особенно велико их значение для леща, для которого они в некоторых районах могут считаться основной пищей» (1940). По данным А. Н. Державина (1918), в низовьях Волги лещ поедает ряд кумовых и среди них Pseudocuma cercaroides. На поедание кумовых лещом в низовьях Днепра указывает Ф. Д. Великохатько (1941).

Pseudocuma cercaroides в Днепре ниже плотины обитает на заиленных грунтах. Литературные данные свидетельствуют, что и в других водоемах этот рачок также встречается на заиленных грунтах, например в низовьях (дельте) Волги и Дона. Здесь его находили Н. И. Лебедев, А. Н. Державин, А. Л. Бенинг, А. В. Мартынов как в реке, так и в реликтовых водоемах.

Ряд данных о Pseudocuma cercaroides говорит о том, что этот рачок может оказаться подходящим объектом для обогащения кормности некоторых водохранилищ юго-востока Украины.

IV

Как указывалось выше, водохранилища юго-востока Украины по своей характеристике неодинаковы — они отличаются друг от друга как по физико-химическому, так и по биологическому режиму. Кроме того, то или иное водохранилище неоднородно и в различных своих участках. В связи с этим и биомасса донных организмов в этих водохранилищах неодинакова. Например, если в Днепровском водохранилище биомасса продуктивного бентоса (по данным А. И. Берестова, 1941) в среднем равнялась около 300 кг/га, то в некоторых водохранилищах Кривбасса (по неопубликованным данным В. П. Приходько) она не превышает 100 кг/га.

Неоднородность водохранилищ и отдельных участков того или иного водохранилища необходимо учитывать при подборе форм для вселения.

Ориентировочно намечен следующий план вселения представителей фауны беспозвоночных лиманного комплекса в водохранилища юго-востока Украины (табл. 2).

Интродукция фауны беспозвоночных лиманного комплекса в водохранилища юго-востока Украины обогатит их кормность, что будет способствовать увеличению рыбных запасов. Наряду с практическим значением это мероприятие может иметь и теоретический интерес: приживаемость переселенных в водохранилища организмов в какой-то мере будет проливать свет на вопросы происхождения и эволюции этих форм в пресноводных бассейнах.

Литература

1. Акимов М. П. и Берестов А. И., Вестн. Днепроп. ин-та гидробиол., VIII, 1948.— 2. Беклемишев В. Н., Русск. гидробиол. журн., т. II, вып. 11—12, 1923.— 3. Берг Л. С., Природа, № 4, 1934.— 4. Берестов А. И., Вестн. Днепропетр. ин-та гидробиол., т. VII, 1941 и т. VIII, 1948.— 5. Бирштейн Я. А., Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., т. 51, вып. 3, 1946.— 6. Гаевская Н. С., Рыбное хозяйство, № 10, 1947.— 7. Гурьянова Е. Ф., Русск. гидробиол. журн., т. VIII, вып. 10—12, 1929.— 8. Гусинская С. А., Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст., т. III, 1938.— 9. Державин А. Н., Труды ВУГЧАНПОС, т. 1, 1925.— 10. Державин А. Н., Мизиды Каспия, Баку, 1939.— 11. Долгов Г. И., Матер. совещ. при ин-те ВОДГЕО, Москва, 1934.— 12. Жадин В. И., Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. V, вып. 3—4, 1940.— 13. Жадин В. И., там же, т. VII, вып. 1, 1941.— 14. Жадин В. И., Зоологический журнал, т. XXVI, вып. 5, 1947.— 15. Жадин В. И., Сборник пам. акад. С. А. Зернова, АН СССР, 1948.— 16. Жадин В. И., Современное состояние и задачи гидробиологии в свете учения Вильямса — Мичурина — Лысенко, Зоологический журнал, т. XXVIII, вып. 3, 1949.— 17. Журавель П. А., Природа, № 8, 1934.— 18. Журавель П. А., там же, № 5, 1941.— 19. Журавель П. А., там же, № 9, 1946.— 20. Журавель П. А., Матер. Научн. конф. Днепроп. ин-та гидробиол. (резюм. докл.), 1947.— 21. Журавель П. А., Рыбное хозяйство, № 8, 1947.— 22. Зенкевич Л. А., Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., т. 49, вып. 1, 1947.— 23. Зернов С. А., Общая гидробиология, 2-е изд., 1949.— 24. Ильин Б. С., Рыбное хозяйство, № 7, 1947.— 25. Карпевич А. Ф., Зоологический журнал, т. XXVII, вып. 6, 1948.— 26. Короткий И. И., Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст., т. II, 1937.— 27. Мельников Г. Б.,

(редактор), Вестн. Днепропетр. ин-та гидробиол., т. VIII, 1948.— 28. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Зоологический журнал, т. XXV, вып. 5, 1946.— 29. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Природа, № 12, 1947.— 30. Муравейский С. Д., Зоологический журнал, т. XVI, вып. 6, 1937.— 31. Неизвестнова-Жадина Е. С. и Ляхов С. М., Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 1, 1941.— 32. Никольский Г. В., Зоологический журнал, т. XXVII, вып. 2, 1948.— 33. Павловский Е. Н., Зоологический журнал, т. XXVII, вып. 6, 1948.— 34. Павловский Е. Н., там же, т. XXVIII, вып. 4, 1949.— 35. Свиренко Д. О., Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст., т. III, 1938.— 36. Тихий М. и Викторов П., Запасы рыб и гидростроительство. Пищепромиздат, 1940.— 37. Цееб Я. Я., Уч. зап. Орловск. пед. ин-та, вып. 2, 1947.— 38. Цееб Я. Я., Изв. Крымского пединститута, т. XII, 1947.— 39. Ярошенко М. Ф., Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст., т. VII, 1941.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2

О ПИТАНИИ СИГОВЫХ В ПРИУСТЬЕВЫХ РАЙОНАХ

П. Л. ПИРОЖНИКОВ

Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии [1]

Сиговые (Coregonidae), обитающие в низовьях северных рек и солоноватоводных районах северных морей, являются объектами исследования в течение ряда десятилетий. Тем не менее о питании этих ценных промысловых рыб известно очень мало даже в смысле состава и разовых рационов пищи, не говоря уже о физиологической стороне этого процесса.

Литературные данные о составе пищи сиговых северных рек чрезвычайно скудны; кроме того, за одним исключением [15], они не отвечают современным требованиям, предъявляемым к трофологическим исследованиям [1—5, 7]. Существенный пробел заключался также в том, что исследователи собирали материалы по питанию сиговых (как и других рыб) только в летнее время. Как это ни странно, но упускались из виду биология и экологические условия сиговых подо льдом, в каковом состоянии низовья северных рек находятся с конца октября до середины июня. В частности, вопрос о зимнем питании сиговых обходился молчанием.

Насколько мне известно, Обско-Тазовская экспедиция Института полярного земледелия и промыслового хозяйства 1934—1937 гг. первая стала на путь круглогодичных работ по всестороннему изучению сиговых. Это позволило Г. Х. Шапошниковой [15] и Е. В. Бурмакину [2] установить факт зимнего питания сига-пыжьяна и пеляди, но названные авторы все же не могли или не имели в виду проследить состав пищи этих рыб в течение года и связать его с сезонной динамикой экологических условий [2]. Другие участники этой экспедиции, обработавшие материалы по нельме, ряпушке, омулю, муксуну и чиру, совсем не касаются вопроса о питании рыб или приводят небольшие данные о составе пищи, не связывая их с гидрологическим режимом Обской и Тазовской губ.

Приблизительно в таком же положении находились работы и по изучению питания сиговых низовья Енисея, Лены и других северных рек.

Между тем для постановки круглогодичных трофологических и вообще биологических работ по сиговым северных рек были серьезные основания. Казалось невероятным, чтобы эти холодноводные рыбы прекращали потребление пищи осенью и возобновляли его по прошествии зимы, т. е. поступали бы подобно тепловодным рыбам — карповым и осетровым.

Приступая в 1943 г. к работам по изучению сиговых р. Лены, я нашел необходимым, исходя из упомянутых соображений, отвести значительное место круглогодичным сборам материалов по питанию рыб. Летом 1944 г., вскрывая омулей и муксунов, хранившихся на ледниках Быковского и Трофимовского заводов Якутского госрыбтреста, я убедился в том, что эти виды зимой интенсивно питаются. Поэтому, организуя постоянный наблюдательный пункт в пос. Быков мыс (северная оконечность Быковского полуострова, омываемого с запада пресными водами залива Неелова, а с востока солоноватыми водами моря Лапте-

[1] В основном по материалам Якутского отделения ВНИОРХ.

[2] А. Н. Пробатов [11] ошибается, когда говорит, что он первый обнаружил факт зимнего питания сиговых. В своей работе он не приводит точных данных о составе пищи и разовых рационах.

вых), я включил в план работ этого пункта сбор материалов по зимнему питанию сиговых.

В 1944 и 1945 гг. было собрано 168 желудков муксуна, омуля, ряпушки и нельмы. Кроме того 139 желудков этих рыб было вскрыто на месте. Материал собирался в конце октября, в середине января и в конце марта. В эти же годы, в период с конца июня по сентябрь, мной и моими сотрудниками по Якутской научной рыбохозяйственной станции были собраны довольно обширные материалы для характеристики летнего питания названных видов и его изменения с возрастом рыб. В результате появилась возможность сопоставить состав пищи и степень наполнения желудков одноименных рыб в летнее и зимнее время и сделать, на мой взгляд, интересные выводы [3].

Обработка материалов по питанию рыб велась мной (при участии Е. Л. Покатиловой) в биологической лаборатории названной станции по методике, предложенной в свое время Л. А. Зенкевичем и В. А. Броцкой [6]. В немногих случаях, когда содержимое желудков было полупереварено, размеры компонентов пищи реконструировались и вес пищи находился по весу соответствующих организмов из планктонных или бентосных сборов.

1. Питание муксуна [Coregonus muksun (Pallas)]

По летнему питанию муксуна было собрано 558 желудков рыб длиной от 28 мм (сеголетки) до 510 мм [4] (половозрелые особи) и весом от 0,46 до 1490 г. Материал был собран в районе мыса Мостах (бухта Тикси), в районе Быкова мыса, в заливе Неелова, в низовьях проток Бобровской, Туматской и Оленекской и в южной части Оленекского залива. Материал собирался главным образом при биологическом анализе неводных уловов; желудок вырезался не реже, чем у каждого пятого экземпляра. Молодь ловилась мальковым неводком или бимтралом и фиксировалась целиком.

По зимнему питанию было собрано 78 желудков от рыб, имеющих длину от 380 до 485 мм, вес от 700 до 1600 г и возраст от 8 до 13 лет. Отсутствие в зимних сборах рыб меньше указанных размеров объясняется применением крупноячейных сетей.

Для суждения о сезонных различиях в составе и рационе пищи было необходимо исключить возрастные различия, что я и делаю, беря из летних сборов данные по питанию только особей, имеющих длину от 380 до 485 мм.

В летнее время, т. е. в период энергичного речного стока, только часть популяции ленского муксуна держится в протоках дельты р. Лены (от острова Тит-Ары до устьев реки включительно). Основная масса популяции муксуна обитает в летнее время в солоноватоводной зоне моря, в придонном слое, и питается за пределами 3-метровой изобаты. В авандельте, которая представляет собой обширные мелководья, муксун появляется время от времени в связи с потребностями дыхания.

Индекс наполнения желудков особей, имеющих длину от 380 до 485 мм, варьирует от 5 до 67. Пища таких особей в южной части Оленекского залива и в бухте Тикси состоит из моллюсков Portlandia arctica и Cyrtodaria kurryana, мелких особей Mesidothea entomon, амфипод Pseudalibrotus birulai, Oediceros minor (?), Monoculodes sp., Acanthostepheia sp. и Pontoporeia affinis, кумацей Diastylis sulcata, мизид Mysis oculata и некоторых полихет (Marenzellaria и др.). У особей из Оленекского залива бóльшую или меньшую примесь к перечис-

[3] В общей форме они изложены мной в 1946 г. [10]. Вопрос об изменении состава пищи и интенсивности потребления ее по мере роста рыб, а равно и вопрос о пищевых отношениях рыб в районе дельты р. Лены я имею в виду осветить в особой работе.

[4] Всюду длина по Смитту.

ленным компонентам образуют ил и растительные остатки. Около 20% особей, добытых в бухте Тикси, имели в желудках то или иное количество копепод Limnocalanus grimaldii (до 12 600 экз.); степень наполнения желудков этих особей достигала 162. В среднем вес названных копепод составляет 31,7% веса пищи (см. таблицу).

Иной состав пищи мы находим у аналогичных (по размерам) особей муксуна, обитающих летом в низовьях дельтовых проток. Это преимущественно ил и растительные остатки, личинки Tendipedidae (главным образом Orthocladiinae), амфиподы Pontoporeia affinis, мелкие особи Mesidothea entomon, Mysis relicta; на вышележащих участках повышается роль личинок тендипедид и появляются пресноводные изоподы Asellus hilgendorfii и личинки ручейников. В пище дельтовой части популяции муксуна мы не находим моллюсков Portlandia и Cyrtodaria, ряда амфипод и кумацей, поскольку эти формы отсутствуют в фауне дельты.

Работы по изучению донного населения Енисейской губы, проводившиеся мной в 1935 г. [9], показали, что и здесь основную пищу муксуна в летний период составляют амфиподы Pontoporeia affinis, а в дельтовых протоках — личинки тендипедид, т. е. донные формы.

Данные по питанию обского муксуна [13] также показывают, что в летний период эта рыба является типичным потребителем бентоса. Ниже мы попытаемся показать, что, во-первых, муксун является планктоноядной рыбой и, во-вторых, что летнее потребление муксуном бентоса — явление вынужденное.

По зимнему питанию муксуна было обработано 78 желудков. В конце октября (31.X) было вскрыто 48 экз. Все желудки этих особей, за исключением одного (№ 25), были хорошо наполнены. Индекс наполнения, определенный в 15 случаях, варьировал от 45 до 150; в среднем он выражается в 93,6, т. е. выше летнего. В середине января было вскрыто 18 желудков. Все они оказались с пищей; индекс наполнения варьировал от 53 до 147, в среднем он повысился до 112. В конце марта было вскрыто 12 особей, и опять-таки желудки их были наполнены пищей. Индекс наполнения варьировал от 62 до 87, средний индекс понизился до 71.

Пища большинства особей, вскрытых с конца октября по март, состояла исключительно из Limnocalanus grimaldii. Количество этих солоноватоводных планктических копепод в желудках варьировало от 6500 до 18 300 экз. Примесь других компонентов была незначительной и наблюдалась только в октябре, и то не у всех особей. Она состояла из 2—5 экз. Pseudalibrotus birulai и 1—6 экз. Mysis relicta; вес тех и других в среднем не превышал 7% веса всей пищи (см. таблицу).

Состав пищи муксуна в районе Быковского полуострова летом и зимою (в %)

Компоненты	Периоды VI–IX	Периоды X–III	Компоненты	Периоды VI–IX	Периоды X–III
Bivalvia	44,6	0,0	Polychaeta . . .	4,0	0,0
Copepoda	31,7	93,7	Cumacea . . .	2,0	0,0
Mysidae	12,0	2,5	Isopoda	0,2	0,0
Amphipoda . . .	5,5	3,8			

Возникает вопрос, какую же пищу считать основной, какую — второстепенной или вынужденной. Обычно это решается по материалам о летнем питании. По отношению к сиговым такой подход является ошибочным. Основной пищей рыб данного вида следует считать ту, которая

преобладает по массе в их желудках в течение года или большей части года.

Муксун, как рыба с нижним ртом, считается бентосоядной рыбой [7, 13, 14]. Это представление неверно. Изучение пищи муксуна на протяжении года, проведенное мной, позволяет утверждать, что эта рыба является типичным потребителем зоопланктона. Главнейшей и очень ценной (высококалорийной) пищей муксуна являются солоноватоводные копеподы Limnocalanus grimaldii, образующие основную массу зоопланктона в северных приустьевых районах [16]. Муксун обладает совершенным отцеживающим аппаратом, состоящим из длинных саблевидных жаберных тычинок, количество которых варьирует от 42 до 65. В этом отношении муксун не уступает другим планктоноядным сиговым, именно ряпушке, пеляди и омулю.

Однако потребление муксуном донных беспозвоночных в летнее время также является твердо установленным фактом. Состав летней пищи муксуна находится в резком несоответствии с строением фильтрующего аппарата этой рыбы. Удивительно, что все изучавшие питание муксуна не обратили внимания на эту дисгармонию. Переход муксуна на питание бентосом следует считать явлением вынужденным и тесно связанным с переменой гидрологических условий в устьях рек и прилегающих районах моря в летнее время.

В начале лета, т. е. в период энергичного речного стока, основная масса особей муксуна, омуля, ряпушки, нельмы и корюшки перемещается из проток дельты Лены в примыкающую зону моря Лаптевых. Ряпушка, корюшка и молодь нельмы и омуля, обладающие относительно большой удельной поверхностью, занимают средние слои пелагиали. Взрослые нельма и омуль также заселяют пелагиаль, поскольку они являются хорошими пловцами. Только муксун не удовлетворяет по своим физическим и морфологическим свойствам требованиям обитания в пелагиали в летний период. Плотность воды в придельтовой зоне моря, вследствие огромного притока речной воды, притом нагретой до 12—15°, уменьшается. В связи с этими муксун заселяет придонный слой и переходит на питание донными беспозвоночными. Часть популяции, состоящая из особей, накопивших за долгую зиму высокий процент жира, обладает достаточной пловучестью и потребляет вышеназванных копепод. В речных водах два фактора заставляют муксуна обращаться к бентосу: 1) невозможность держаться в толще воды (по указанным выше причинам) и 2) очень малое количество зоопланктона [5].

Переход муксуна на основную пищу также тесно связан с важными изменениями гидрологических условий, имеющими правильный, регулярный характер. В конце сентября — начале октября, в связи с резким ослаблением речного стока, солоноватые воды моря начинают перемещаться в сторону дельты, а в конце октября проникают и в устья дельтовых проток (Дерибайдахской, Трофимовской, Туматской, Оленекской и др.). Таким образом, здесь оказывается и множество копепод Limnocalanus grimaldii, поскольку они свойственны солоноватым водам. В районе исследований мы констатировали характерную солевую, термическую и планктонную стратификации.

Аналогичные явления констатированы мною и по материалам из устья Туматской протоки и южной части Оленекского залива. Ранее они обнаружены П. К. Хмызниковым [12] в Янском заливе.

С солоноватыми водами перемещаются и сиговые, причем первым из них появляется в районе Быкова мыса муксун. Это бывает во второй половине октября. Интересно, что количество муксуна у мыса Мостах

[5] Только половозрелые особи, отличающиеся высоким содержанием белков и жиров, длительное время проводят в реке (на пути к нерестилищам); они подымаются против течения не по динамической оси реки, а далеко в стороне от нее, в придонных горизонтах.

в начале октября резко уменьшается и промысел прекращается. Есть основание считать, что муксун покидает названный район вместе с теми водными массами, физические свойства которых оптимальны для него. На смену им приходят воды, солености которых (20—25‰) муксун не переносит; малое количество растворенного кислорода, характерное для этих соленых вод (менее 4 мг в литре воды), также неблагоприятно для этой рыбы.

Таким образом, вся популяция ленского муксуна оказывается в конце октября — ноябре втиснутой в низовые участки дельтовых проток. Здесь, в условиях холодной и солоноватой воды, муксун приобретает бо́льшую пловучесть и переходит на питание зоопланктоном, который в зимнее время очень однообразен, но обилен. В низовых участках дельтовых проток популяция муксуна пребывает с конца октября до апреля, а возможно, и до июня. Потребляя за этот долгий период высококалорийную пищу, муксун увеличивается в длине и весе, т. е. растет.

2. Питание омуля [Coregonus autumnalis (Pallas)]

Для характеристики пищи омуля и степени наполнения его желудка было вскрыто 280 экз.; из них зимой было добыто только 47 экз. Из летних более или менее показательными являются сборы из бухты Тикси, так как здесь держатся особи различного возраста. Половозрелые особи, уходящие в конце июня — начале июля в р. Лену на нерест, перестают питаться; на различных участках реки (Тит-Ары, Огоннер-Юрях, Топка, район пос. Жиганска и выше) желудки таких особей никакой пищи не содержат.

Из неводных уловов в бухте Тикси (район мыса Мостах) мной и моими сотрудниками собран материал по омулю длиной от 91 до 510 мм и весом от 18 до 1950 г. Здесь я излагаю вкратце результаты анализа желудков рыб длиной более 200 мм и весом более 100 г. По составу пищи и индексу наполнения желудка можно различить 2 основные группы: первая — особи длиной от 200 до 400 мм и весом от 100 до 800 г, вторая — особи длиной более 400 мм, имеющие вес свыше 800 граммов.

Индекс наполнения желудков у рыб первой группы варьирует в летнее время от 30 до 132, будучи в среднем равен 91. Во второй группе диапазон наполнения желудка от 21 до 86; средний индекс выражается в 45,7.

Пища первой группы состоит преимущественно из Limnocalanus grimaldii, а второй группы — преимущественно из крупных Mysis oculata и мальков сиговых, азиатской корюшки и полярной трески. Более или менее значительную примесь у многих вскрытых особей той и другой группы образуют амфиподы Pseudalibrotus и Gammaracanthus, что указывает на кормовые экскурсии омуля в придонный горизонт.

Мизиды и копеподы играют крупную роль и в питании омуля в северной части Обской губы [14]. Индекс наполнения желудка омуля здесь варьирует в августе и сентябре от 30 до 131. Имеются локальные особенности; так, более половины вскрытых особей имели в желудках то или иное количество молоди ледовитоморской рогатки. Какие-то обстоятельства заставляют омуля в северной части Обской губы использовать пищу, которую нельзя признать основной, но об этом Г. Х. Шапошникова ничего не говорит.

Зимний материал взят нами из уловов, сделанных ставными сетями в районе Быкова мыса. Вследствие этого он состоит из особей длиной от 30 до 52 см, имеющих вес от 750 до 1600 г. Таким образом, результаты анализа желудков этих рыб следует сравнивать с данными о летней пище, полученными для особей длиной более 40 см.

В конце октября индекс наполнения желудков омуля варьирует от 24 до 130; в среднем он равен 84,9, т. е. почти вдвое выше, чем у соответствующих особей в летнее время. Пища омуля в начале зимы состоит из Limnocalanus grimaldii, количество которых в желудках варьирует от 4000 до 17 000 особей и более. В немногих случаях найдены Mysis (от 3 до 8 экз.); несомненно, что существенной роли в питании омуля зимою они не играют.

В середине января, правда, судя по небольшим сборам, пищу омуля составляет только Limnocalanus, но его количество в желудках снижается: оно варьирует от 2700 до 5200 экз. У одной особи из 17 вскрытых были обнаружены мелкие экземпляры Mysis oculata. Индекс наполнения не превышал 68. В мартовских сборах омуля не оказалось. Никаких данных о зимнем питании омуля в Енисейском заливе, Обской губе и аналогичных районах нет.

3. Питание ряпушки (Coregonus sardinella Val.)

Для изучения состава пищи ряпушки и величины ее разовых рационов было собрано 475 желудков. Этот материал охватывает особей длиною от 18 до 350 мм, имеющих вес от 0,32 до 370 г и возраст от 0+ до 9+. Кроме того, значительное количество желудков было вскрыто при биологическом анализе уловов, на основании чего в журналах измерений сделаны пометки о наличии или отсутствии пищи в желудках, степени наполнения их, характерных компонентах.

Основная масса ленской ряпушки, начиная с годовиков и кончая 10-летками, в летнее время обитает в солоноватоводной зоне моря, примыкающей к дельте р. Лены. В отличие от муксуна, популяция ряпушки населяет более широкую полосу моря и держится в средних горизонтах пелагиали. Здесь основную пищу ряпушки составляют копеподы, преимущественно Limnocalanus grimaldii, которые обнаружены и у большинства вскрытых особей в районе мыса Мостах (бухта Тикси). Индекс наполнения, определенный в 68 случаях, варьирует здесь от 6 до 133; средний индекс равен 33. Такая картина наблюдается во второй половине августа. Состав пищи в конце июля и первой половине августа несколько необычный: в желудках преобладают имаго перепончатокрылых и ручейников. Индекс наполнения в это время варьирует от 6 до 23.

Часть популяции ленской ряпушки обитает в нижнем течении реки и протоках дельты. Летняя пища ряпушки в речных водах весьма разнообразна. Так, у ряпушки в низовых участках Туматской и Бобровской проток она состоит из кладоцер (Bosmina и Bosminopsis), копепод (Cyclops sp. sp., Diaptomus sp. sp., Heterocope appendiculata, Limnocalanus macrurus, амфипод Pseudalibrotus, мелких Gammaracanthus и Pontoporeia, мелких Mysis relicta, имаго ручейников и перепончатокрылых [6]. Желудки особей из низовья Бобровской протоки были наполнены черным илом, в котором было довольно много нематод и мало мелких изопод и личинок тендипедид. В летнем питании ряпушки в протоках Оленекской и Синицына крупную роль играют куколки тендипедид и имаго ручейников.

Осенью, в конце сентября — начале октября, множество ряпушек с солоноватыми водами приходит из придельтовой зоны моря в низовые участки проток Дерибайдахской, Туматской, Оленекской и др. Сюда же, вероятно, собираются особи, остававшиеся летом в речных водах. Здесь ряпушка проводит всю зиму, как показывают наблюдения над составом сетных уловов. Так, в районе острова Дашка, в 18 км вверх по

[6] Перечисленные формы имеют основное значение в летнем питании ряпушки также в Енисейской губе [8], Обской губе и Гыданском заливе [5].

протоке Исполатова от Быкова мыса, ряпушка попадает в ставные сети до конца апреля. Всего было измерено и вскрыто 135 экз. ряпушки из зимних уловов, но содержимое желудков исследовано только у 28 экз. Желудки всех измеренных особей были туго наполнены пищей, состоявшей исключительно из Limnocalanus grimaldii. Индекс наполнения у 28 экз. варьировал от 17 до 33. Количество названных копепод у отдельных особей в середине января выражалось в 2100 экз., в конце марта — в 1130 экз. И результаты анализа содержимого желудков, и пометки в журналах измерений неопровержимо свидетельствуют о том, что ряпушка зимою находится в деятельном состоянии, интенсивно питается и растет.

* * *

Таким образом, на основании наших работ, результаты которых частично изложены выше, можно считать твердо установленным достаточно активное поведение, питание и рост муксуна, омуля и ряпушки в зимний период в низовьях дельты р. Лены.

Закономерности перемещения водных масс во всех северных приустьевых районах в общем одинаковы; варьируют лишь величина этих масс, сроки их передвижения и степень летнего выноса речных вод в море и зимнего проникновения солоноватых вод в устья рек.

Одноименные полупроходные рыбы, свойственные северным рекам, в морфологическом и экологическом отношениях сходны (ряпушка, муксун) или неразличимы (омуль).

Эти достаточно обоснованные положения позволяют считать, что замечательные особенности биологии муксуна, омуля и ряпушки, обнаруженные нами в районе дельты р. Лены (сезонные миграции, зимнее поведение, питание и рост, потребление солоноватоводных копепод), имеют место и в остальных приустьевых районах (в рамках ареала названных видов), т. е. в южной части Печорского моря, в Обской губе, в Енисейской губе, в Пясинском, Хатангском, Анабарском и Янском заливах, в районе дельт Индигирки и Колымы.

Литература

1. Бируля А. А., Материалы для изучения пищевого режима промысловых рыб низовьев р. Кары и Карской губы, Работы Сев. отд. ВНИРО, Архангельск, 1934.— 2. Бурмакин Е. В., Пелядь бассейна Гыданского залива, Труды Ин-та полярн. землед. и промысл. хоз-ва, вып. 15, 1941.— 3. Есипов В. К., Муксун Гыданского залива, Труды Ин-та полярн. землед. и промысл. хоз-ва, вып. 15, 1941.— 4. Есипов В. К., О щокуре Гыданского залива, Труды Ин-та полярн. землед. и промысл. хоз-ва, вып. 15, 1941.— 5. Есипов В. К., Ряпушка сев. части Обской губы и Гыданского залива, Труды Ин-та полярн. землед. и промысл. хоз-ва, вып. 15, 1941.— 6. Зенкевич Л. А. (редактор), Материалы по питанию рыб, Докл. I сессии Гос. океаногр. ин-та, вып. 4, 1931.— 7. Лавров С. и Исаченко В., О пище рыб низовьев р. Енисея и Енисейского залива, Матер. по иссл. р. Енисея в рыбопромысл. отношении, вып. III, 1911.— 8. Пирожников П. Л., Зоопланктон р. Енисея и Енисейской губы и его роль в питании рыб, Труды Аркт. ин-та, т. 98, 1937.— 9. Пирожников П. Л., Основные черты донного населения Енисейской губы, Труды Астраханск. ин-та рыбн. пром., вып. 1, 1941.— 10. Пирожников П. Л., Рыбохозяйственные исследования в Якутии, Рыбное хоз-во, № 10-11, 1946.— 11. Пробатов А. Н., Об особенностях в питании рыб водоемов крайнего Севера, ДАН СССР, т. LVI, № 6, 1947.— 12. Хмызников П. К., Некоторые данные о зимнем режиме Янского залива, Исследования морей СССР, вып. 15, 1932.— 13. Чаликов Б. Г., Из биологии муксуна бассейна р. Оби, Матер. по изучению Сибири, т. III, 1931.— 14. Шапошникова Г. Х., Питание омуля из Обской губы, Труды Ин-та полярн. землед. и промысл. хоз-ва, вып. 10, 1940.— 15. Шапошникова Г. Х., Сиг-пыжьян Гыданского залива, Труды Ин-та полярн. землед. и промысл. хоз-ва, вып. 15, 1941.— 16. Яшнов В. А., Планктическая продуктивность северных морей СССР, М., 1940.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2

ДЕСТРОБИЛЯЦИЯ У ЛЕНТОЧНЫХ ЧЕРВЕЙ И ПРИЧИНЫ, ЕЕ ВЫЗЫВАЮЩИЕ

М. Н. ДУБИНИНА

Зоологический институт Академии Наук СССР

Экологическая паразитология является наукой, изучающей сложный комплекс взаимоотношений паразитических организмов и их хозяев в определенных конкретных условиях их совместного обитания [2]. Непосредственной средой обитания паразита является организм хозяина, характеризующийся определенными морфологическими особенностями, химизмом и физиологическими свойствами, которые определяют морфологические и биологические свойства паразита. Вторым фактором, влияющим на паразита непосредственно или опосредованно через хозяина, является среда обитания хозяина или внешняя среда в обычном ее понимании. Изменения, происходящие в условиях внешней среды, часто влекут за собой изменения в образе жизни хозяина, в его пищевом режиме, процессах обмена и т. д., что создает иные условия существования паразита, и последний «вынужден» бывает изменять старые и вырабатывать новые свойства, адаптируясь к изменившимся условиям среды.

Сущность этих биологических и морфологических адаптаций паразита может быть правильно понята только при изучении паразитов в совокупности с хозяином и той обстановкой, в которой хозяин находится в данное время. В настоящей статье как раз и разбирается одна из таких адаптаций у членистых ленточных червей, происходящая под влиянием изменения характера пищевого режима у хозяина.

Догель и Петрушевский [5] при изучении паразитофауны беломорской семги собрали большой материал, дающий полное представление о переменах, происходящих в паразитофауне у этой проходной рыбы в течение всей ее жизни. Ими было обращено внимание на то, что у рыб, поднимающихся для нереста в реки и не принимающих в это время пищи, стробилы ленточных червей Eubothrium crassum распадаются на отдельные куски, которые выводятся наружу. У тех экземпляров рыб, которые пробыли в пресной воде несколько месяцев и готовы нереститься или уже отнерестились, количество червей в общем не уменьшается, но их стробила сильно укорачивается, и, в конце концов, в кишечнике рыб остаются лишь одни сколексы паразитов. Авторы воспользовались весовым методом для определения средней величины червей. Оказалось, что средний вес червей из рыб, только что вошедших в реку, равен 24,3 г, а червей из рыб, пробывших в пресной воде и без пищи около 4 месяцев, равен всего 2,8 г. Происходит уменьшение общей массы червей почти в девять раз. Такое же распадение стробилы у E. crassum наблюдал Гейц (Heitz ([11]) при изучении паразитофауны лососей нижнего и верхнего течения Рейна.

Это явление распадения стробилы ленточных червей под влиянием неблагоприятных условий, создающихся в организме хозяина при

изменении пищевого режима, наблюдается также и у некоторых ленточных червей птиц и млекопитающих.

Так, Догель и Каролинская [4], изучая паразитофауну стрижей, в кишечнике только что прилетевших с юга птиц находили лишь сколексы африканских ленточных червей, стробилы которых были отшнурованы и выведены из организма хозяина во время миграции птиц. В дельте Волги в весенних, только что прилетевших гусях в 1940 г. мы также наблюдали распадение стробилы у Hymenolepis fasciata и H. tenuirostris (Дубинина [6]).

Рейд (Reid [12]) при экспериментальном голодании кур получил распадение стробилы у живущих в их кишечнике ленточных червей Raillietina cesticillus. В экспериментах Рейда, проведенных на цыплятах, Raillietina теряли свою стробилу после голодания хозяина в течение 1—2 суток.

Федюшин [9, 10], работая в течение ряда лет по паразитофауне тетеревиных птиц Сибири, наблюдал распадение и укорочение стробил у трех видов ленточных червей — Raillietina cesticillus, R. urogalli и Rhabdometra tomica. Это явление Федюшин назвал дестробиляцией. Дестробиляция у паразитов тетеревиных птиц наступает осенью и зимой, при переходе хозяина на питание грубыми древесными кормами (хвоей, почками). До наблюдений Федюшина многие авторы, преимущественно орнитологи, считали, что зимой, с употреблением птицами в пищу хвои и почек, наступает «полная естественная дегельминтизация птиц».

В отношении ленточных червей это утверждение неверно. Полной дегельминтизации у птиц не происходит, а наблюдается лишь дестробиляция; в кишечнике птиц остаются только сколексы с несколькими члениками, которые при недостаточно тщательном исследовании кишечника, да еще неопытным глазом, легко могли быть пропущены.

Федюшин [9] и Скарбилович [8] расценивают дестробиляцию как сезонную адаптацию паразитов, имеющую в своей основе причины исторического характера и связанные с циклом развития червей.

В 1940 и 1941 гг. мной [7] было предпринято паразитологическое исследование четырех промысловых видов «ямных» рыб дельты Волги. К «ямным» рыбам в дельте относятся лещ, сазан, сом и судак. Эти рыбы, проводящие летнее время в предустьевом пространстве северного Каспия, в августе, с понижением температуры воды до 18—12°, заходят в рукава дельты и концентрируются в районе ям, расположенных в нижнем течении крупных рек. В октябре-ноябре, при еще большем понижении температуры воды, пищевая активность этих рыб сильно снижается, и наконец, они прекращают питаться совсем (кроме судака) и залегают в ямы. Сом и сазан при этом залегают на дне ямы, где и находятся всю зиму в сонном состоянии, граничащем с состоянием оцепенения или спячки; лещ и судак держатся на некотором расстоянии от дна.

Находящиеся в состоянии оцепенения рыбы не питаются и существуют за счет запасов питательных веществ, накопленных в их организме в период активной жизни. Все жизненные процессы животных в это время сильно понижены. Дыхательные процессы характеризуются поглощением минимального количества кислорода и выделением ничтожного количества углекислоты. Развитие половых желез прекращается, сильно ослабевает деятельность желез внутренней секреции и почти прекращаются пищеварительные процессы.

Такая пониженная жизнедеятельность хозяина не может не отразиться на жизнедеятельности его паразитов, и в первую очередь на жизнедеятельности паразитов пищеварительного тракта. В это время не только прекращаются новые заражения рыб (кроме судака) кишечными червями, но к февралю происходит исчезновение всех кишечных

сосальщиков и круглых червей. Только одни ленточные черви, благодаря дестробиляции, переносят наступающие неблагоприятные условия существования в кишечнике хозяина и сохраняются в нем в виде сколексов, которые весной могут снова регенерировать стробилу. Все сказанное относится к членистому ленточному червю Proteocephalus osculatus, паразитирующему в кишечнике сома.

P. osculatus встречается почти у всех особей сомов в течение круглого года. Стопроцентное заражение сома держится и зимой, но, видимо, все же часть червей в это время погибает, что и приводит к некоторому снижению средней интенсивности заражения. Бóльшая же часть особей паразитов перезимовывает в виде отдельных сколексов, которые весной, с началом питания сома, могут регенерировать стробилу. Регенерация стробилы у перезимовавших червей и наступающее одновременно с этим весной новое заражение рыб P. osculatus приводят к сильному росту интенсивности заражения сома этим паразитом.

Хуже обстоит дело с перезимовыванием у нечленистых ленточных червей рода Caryophyllaeus. В большом количестве эти черви встречаются у леща и сазана только весной. Летом же и осенью заражение ими рыб бывает настолько незначительно, что при вскрытии стандартного количества рыб (15 экз.) паразитов можно не обнаружить.

По данным Догеля и Быховского [3] основная масса червей вымирает у рыб дельты Волги уже к августу. В исследованных мной рыбах отдельные особи Caryophyllaeus laticeps сохраняются в лещах и зимой (1—2 экз.), но при этом паразиты находятся в состоянии явной дегенерации. Ткани их становятся прозрачными и плохо красящимися, половые железы подвергаются распаду, от яичников остается лишь слабая сеть, а яйца резорбируются. Заметными остаются лишь семенники и мешок цирруса. Сами особи имеют вид нежных прозрачных лент с расширенным передним концом. К концу зимы эти особи вымирают, и весной происходит новое заражение рыб молодыми особями червей при поедании промежуточных хозяев — олигохет рода Tubifex.

Таким образом, здесь паразит в неблагоприятное время для своего существования вымирает в окончательном хозяине и сохраняется только в промежуточном хозяине. Заражение окончательного хозяина этими видами носит сезонный характер, и приспособления паразитов в этом случае могут называться сезонной адаптацией.

Совсем иначе обстоит дело при явлении дестробиляции. Дестробиляция не сезонная адаптация, как ее расценивают Федюшин [9], основываясь на материале только по паразитам тетеревиных птиц, и Скарбилович [8] — на материале по ленточным червям серебристо-черных лисиц. Она может произойти в любое время года и должна расцениваться как морфо-физиологическая адаптация, непосредственной причиной которой являются резкие изменения, происходящие в среде обитания паразитов под влиянием резко меняющейся диеты, голода или частичного голодания хозяина.

При анализе условий, при которых происходит дестробиляция ленточных червей, выясняется, что во всех известных случаях это явление имеет место, когда хозяин либо недостаточно питается при большой затрате энергии, либо прекращает питаться совсем. Так, у проходных рыб — беломорской семги и рейнского лосося — причиной дестробиляции ленточного червя Eubothrium crassum является длительное голодание хозяина, которое сопровождается одновременно большой затратой энергии при продвижении рыб к местам нереста.

У птиц — стрижа и гуся,— мигрирующих после зимовки к местам гнездовья, непосредственной причиной дестробиляции ленточных червей также являются резкие изменения, происходящие в кишечнике птиц из-за недостаточного и нерегулярного питания хозяина во время пути. Это питание не компенсирует той энергии, которую затрачивает птица

при полете. Сперва эта компенсация идет за счет резервов гликогена, жира и белка, накопленного птицей во время зимовки (если таковая была благоприятной), а затем уже расходуются основные запасы белка, что приводит птицу к большой потере веса и истощению.

По затрате энергии период миграций многие орнитологи сравнивают с жизнью птиц во время гнездового периода, когда птица, выкармливая птенцов, затрачивает большое количество мышечной энергии, мало ест и сильно худеет.

У тетеревиных птиц осеннее и зимнее время, когда птицы переключаются на питание грубыми древесными кормами, является наиболее неблагоприятным в смысле питания. Эти грубые древесные корма, богатые клетчаткой, усваиваются организмом птицы очень плохо и поэтому, хотя птица и получает корм в изобилии, но этот корм, при большой общей массе, является малопитательным. Между тем потребность в пище в это время, особенно в связи с наступающими холодами, сильно возрастает. Нарушается равновесие между количеством усваиваемой пищи и количеством расходуемой энергии. Организм компенсирует этот недостаток за счет своих запасов, что приводит его к постепенной потере веса и некоторому истощению. Видимо, и в данном случае одной из причин дестробиляции является недостаточное питание хозяина в течение длительного срока. Однако здесь, видимо, имеют место и другие причины, связанные с особым составом пищи, богатой клетчаткой, и с перестройкой процессов пищеварения.

У сома во время его зимнего оцепенения затрата энергии очень не велика, но он прекращает питаться совсем, и кишечник, как среда обитания паразита, оказывается сильно измененным вследствие отсутствия пищи и затухания процессов пищеварения. Паразит оказывается в среде, почти лишенной питательных веществ, которые уже не могут обеспечить его существования. Черви дестробилируют, т. е. отбрасывают генеративную часть тела, и тем самым сокращают свою массу до минимума. При этом сохраняется только основная часть червя — сколекс с регенеративной частью шейки,— которая и обеспечивает дальнейшее существование паразита.

Эксперименты Рейда служат прямым подтверждением того, что голодание хозяина является непосредственной причиной дестробиляции у ленточных червей кур. Рейд наблюдал, что при дестробиляции паразиты теряют больше 90% своего гликогена; это лишает стробилу мышечной энергии и она распадается на куски. Оказывается, что Raillietina cesticillus настолько чувствительна к пищевому режиму кур, что содержание в ней гликогена колеблется даже в течение суток. В вечернее время, после дня с нормальным потреблением корма, количество гликогена в стробиле в два раза больше, чем утром следующего дня после ночи, проведенной без пищи.

Таким образом, мы видим, что недостаток пищи или простое голодание хозяина, нарушающее функциональную деятельность кишечника, является одним из самых мощных факторов, влияющих на кишечных паразитов вообще и ленточных червей в частности. При длительном голодании может происходить даже полное очищение хозяина от кишечных паразитов. Так, Белопольская [1] при изучении паразитофауны гаги наблюдала, что в гнездовый период, когда самки этих птиц, высиживая птенцов, плотно сидят на гнездах и перестают питаться, они постепенно освобождаются от кишечных паразитов и к концу насиживания оказываются свободными от всех кишечных червей, кроме нематод, паразитирующих в стенке мышечного желудка (тканевой паразит). Это очищение идет постепенно; первой реакцией ленточных червей на голодание является дестробиляция — членики цестод в большом количестве выводятся из кишечника гаги, а позднее выводятся и сколексы.

В свете всего изложенного мне кажется, что явление дестробиляции мы должны рассматривать как морфо-физиологическую адаптацию, возникающую в связи с резким изменением среды обитания паразита под влиянием различной степени истощения организма хозяина и нарушения его физиологических функций. Паразит при этом максимально уменьшает массу своего тела, сокращая тем самым потребление питательных веществ до минимальных размеров. Это дает ему возможность значительно дольше продержаться в организме хозяина и при первой благоприятной возможности восстановить полностью свое тело (стробилу) и приступить к размножению.

Всестороннее изучение явления дестробиляции заслуживает большого внимания и имеет определенный практический интерес, так как исследование причин дестробиляции в самых различных случаях дает нам материал для построения экологических основ борьбы с паразитами.

Литература

1. Белопольская М. М. Паразитофауна болотных птиц Баренцова моря. Диссертация. ЛГУ, 1947.— 2. Догель В. А. Курс общей паразитологии, Учпедгиз, 1947.— 3. Догель В. А. и Быховский Б. Е. Паразиты рыб Каспийского моря. Комиссия по изуч. фауны моря, т. [illegible], 1939.— 4. Догель В. А. и Каролинская Х. Паразитофауна ласточки. Уч. зап. ЛГУ, № 7, сер. биол. наук, вып. 3, 1936.— 5. Догель В. А. и Петрушевский Г. К. Опыт экологического исследования [illegible]. Вопросы экол. и биоценол., вып. 1, 1935.— 6. Дубинина М. Н. Паразитофауна дикого серого гуся. Паразитол. сборн. ЗИН АН СССР, 10, 1948.— 7. Дубинина М. Н. Влияние на паразитофауну рыб их зимовки в [illegible]. Паразитол. сборн. ЗИН АН СССР, 10, 1948.— 8. [illegible] Факторы весенней дестробиляции у цестоды Mesocestoides lineatus, паразитирующей у [illegible]. ДАН СССР, [illegible], 1947.— 9. Федюшин А. В. Сезонная адаптивная реакция дестробиляция цестод, паразитирующих у водяных птиц. ДАН СССР [illegible], 1946.— 10. Федюшин А. В. Новая форма сезонной адаптации у цестод водяных птиц. Зоологический журнал, т. XXV, вып. 1, 1946.— 11. [illegible] A. [illegible] seine Parasitenfauna und seine Ernährung im Meer und im Süsswasser. Arch. f. Hydrobiol., 12, [illegible].— 12. Reid W. M. Some effects of short starvation periods upon the fowl cestode Raillietina cesticillus (Molin). Journ. Parasitol., 26, 6, 1940.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2

О РАЗВИТИИ ГУСЕНИЦ БОЯРЫШНИЦЫ (APORIA CRATAEGI L.) В ПЕРИОД ЗИМОВКИ

Е. Х. ЗОЛОТАРЕВ

Кафедра энтомологии Московского государственного университета

Нашими прежними работами [2, 3] установлено, что яйца Bombyx mori L. и куколки Antheraea pernyi G.-M. во время диапаузы проходят необходимый этап онтогенеза, без которого невозможно осуществление следующего этапа — эмбриогенеза в случае яйца B. mori L. или метаморфоза в случае A. pernyi G.-M. В тех же работах были выяснены наиболее благоприятные температурные условия для осуществления развития шелкопрядов в период их диапауз.

В настоящей работе делается попытка решения тех же вопросов на примере диапаузы, наступающей в личиночный период жизни насекомого. Одновременно выясняется ряд специфических моментов биологии развития гусениц боярышницы, как насекомых, обитающих в период зимовки на деревьях в специальных зимовочных гнездах.

1. Диапауза зимующих гусениц боярышницы

Гусеницы боярышницы зимуют во втором (Ушатинская [11]) или в третьем (Сахаров [10], Щеголев [13]) возрастах. Из яиц они вылупляются во второй половине лета, «растут очень медленно и до ухода на зимовку успевают слинять 1—2 раза» [13]. Зимующие гусеницы боярышницы, как и все другие гусеницы, впадающие в диапаузу, не питаются. Питаться они перестают в конце лета, когда еще бывает тепло. От питания они отказываются и осенью, когда становится прохладнее. Гусеницы, вынутые из гнезд уже зимой — в середине декабря — и посаженные на распускающиеся почки, также не приступали к питанию.

Диапаузирующие гусеницы боярышницы отрицательно фототропичны. Они предпочитают перемещаться в затененное место и никогда не ползут к свету. Наоборот, у гусениц, окончивших диапаузу, положительный фототропизм выражен исключительно резко. Покидая зимовочные гнезда, они ползут вверх и к свету. Одновременно у них пробуждается потребность к питанию.

В своих опытах по биологии диапаузы у зимующих гусениц боярышницы в зиму 1948/49 г. мы использовали материал, собранный 23.IX.1948 в плодовом питомнике дер. Соколово Ногинского района Московской области. В течение октября из гнезд, находившихся все это время в лаборатории (20°), было извлечено и высушено до постоянно сухого веса 18 990 гусениц. При экстрагировании эфиром в них оказалось 17,62% жира. В молодой гусенице китайского дубового шелкопряда жира содержится 7,3% к сухому веществу (Шельдешева [12]). В неимеющих диапаузы гусеницах кольчатого шелкопряда третьего возраста, по данным Р. С. Ушатинской, жира содержится 8,18% к сухому весу. Столь высокий процент жира в гусеницах боярышницы типичен для насекомых, находящихся в диапаузе.

Существенный интерес представляет то обстоятельство, что диапауза у гусениц боярышницы наступает не в одном каком-либо строго определенном возрасте гусениц, а может быть то во втором, то в третьем возрасте. Подавляющее большинство гусениц нашего материала имело головную капсулу шириной в 0,89 мм; встречались отдельные особи, имевшие головную капсулу 0,59 мм ширины. Эта разница в величине головы, а также еще бо́льшие различия в размерах тела, очевидно, указывают на то, что мы имели гусениц разных возрастов. Может быть, это как раз указывает на то, что развитие организма, осуществляющееся стадийно, никак нельзя сводить к его росту. Размер и даже возраст диапаузирующих гусениц боярышницы могут быть весьма различны, а стадийно они могут быть одинаковы.

Стадия диапаузы может наступить как у гусениц, завершивших свое питание (Pyrausta nubilalis Hb., Loxostege sticticalis L. и др.), так и у гусениц, принимающих пищу (Aporia crataegi L.), а равным образом и у гусениц, не приступивших к питанию (Hyponomenta malinellus L.) или даже еще не покинувших яйцевую оболочку (Porthetria dispar L.). В этой пластичности по времени наступления заключается одна из существенных черт диапаузы как стадии развития. Являясь таковой, она не только у разных видов, но, возможно, и у одного и того же вида наступает на разных морфологических фазах жизни насекомого (например, во втором и в третьем возрастах гусеницы боярышницы).

2. Продолжительность диапаузы у гусениц боярышницы при разных температурах

Наша точка зрения на диапаузу как на стадию в развитии насекомых предполагает наличие связи между скоростью ее протекания и температурой [1]. Для изучения характера этой связи мы, как в опытах с куколками дубового шелкопряда [2, 4] и греной тутового шелкопряда [3], 29.IX.1948 поместили партии гнезд с зимующими гусеницами боярышницы в камеры с постоянными температурами в +8°, +3° и —5°. Четвертая партия гнезд была оставлена за окном лаборатории на улице. Влажность воздуха в холодильных камерах была близкой к насыщенной, на улице она, как и температура воздуха, колебалась. В теплую зиму 1948/49 г. влажность воздуха на улице нередко также была достаточно высокой, благодаря частым оттепелям. Из всех четырех мест зимовки брались пробы гнезд с гусеницами. Пробы помещались в банки на окно лаборатории с температурой 20—23°. Ежедневно в течение 5 дней учитывалось количество гусениц, покинувших гнездо и выползших на его поверхность. Выползали гусеницы, окончившие диапаузу и вполне готовые к дальнейшему питанию и росту.

В таблице приведены данные о количестве гусениц, окончивших диапаузу в зависимости от продолжительности и условий зимовки.

Число дней зимовки	Дата взятия пробы в лабораторию	Условия зимовки							
		+8°		+3°		—5°		На улице	
		колич. гусениц в пробе	% окончивших диапаузу	колич. гусениц в пробе	% окончивших диапаузу	колич. гусениц в пробе	% окончивших диапаузу	колич. гусениц в пробе	% окончивших диапаузу
80	18.XII	574	22,7	990	5,1	705	0,0	774	0,5
96	3.I	523	73,7	630	75,5	581	0,0	283	23,6
106	13.I	223	92,4	403	70,2	312	1,6	246	39,0
121	28.I	363	97,6	235	94,5	367	2,2	274	23,4
136	12.II	321	98,4	593	93,3	336	1,4	204	50,2
164	12.III	—	—	—	—	336	3,27	450	95,8
217	4.V	—	—	—	—	509	16,5	—	—

Ход диапаузы у гусениц боярышницы оказался различным в зависимости от условий их зимовки. Быстрее всего она оканчивалась у гусе-

[1] Противоположный взгляд на диапаузу как на остановку в развитии отрицает эту связь (см., например, Мончадский [8]).

ниц, находившихся в температуре +8°, медленнее — при +3° и очень медленно при —5°.

У гусениц, находившихся в природе, где до февраля 1949 г. преобладали дни с температурой +1—2° и значительно меньше было морозных дней, прохождение диапаузы, как и следовало ожидать, шло медленнее, чем в камере с температурой +3°, и значительно быстрее, чем в камере с температурой —5°. В этих условиях к 12.II у 50% гусениц, зимовавших в Москве на улице, окончилась диапауза. В Харькове, где зима была менее теплой, чем в Москве, 20.II диапауза окончилась только у 20% гусениц[2]. В зависимости от погоды диапауза у гусениц в природе оканчивается то раньше, то позже, но всегда к весеннему распусканию почек.

В температуре +8° практически все гусеницы окончили диапаузу уже к середине января, в +3° — к концу этого месяца, на улице (в Москве) — к 12 марта, а в —5° этот процесс не закончился и к маю, когда в природе гусеницы уже вышли из гнезд.

Температура —5°, очевидно, находится недалеко от нижнего температурного порога процесса диапаузы, а +8° — приближается к оптимальной, когда, при постоянных температурах, этот процесс идет наиболее быстро.

Пребывание гусениц при постоянно низких температурах (—5°) в течение сравнительно небольшого срока (с 29.IX по 18.XII) не явилось летальным. Гусеницы, не окончившие диапаузы в —5° к 18.XII, после 7-дневного пребывания их в лаборатории, 25.XII снова были отправлены на зимовку в камеру с температурой +8°; после приноса их откуда в лабораторию 12.II 36,3% этих гусениц покинули свои гнезда и принялись за пищу, т. е. закончили диапаузу. Еще через месяц, к 12.III, этот процент возрос до 96,9.

Так как температура —5° близка к пороговой для процесса диапаузы, а скорее всего диапауза проходит при положительных температурах порядка +8°, то можно предположить, что для нормального развития гусениц боярышницы зимовка при отрицательных температурах вовсе не необходима. Даже больше того — она им не нужна совсем, а для окончания диапаузы требуются положительные температуры порядка от +3 до +8°.

3. Прохождение диапаузы гусеницами боярышницы в природе

Если при постоянных температурах от +3 до +8° для прохождения диапаузы всем гусеницам в наших опытах потребовалось 100—120 дней, то возникает вопрос, откуда же берется такое число дней с температурами этого порядка в природе? Отрицательные температуры зимы не способствуют прохождению диапаузы, а положительных температур около +3, +8° осенью для этого явно нехватает. В этом нас убеждает изучение результатов прохождения диапаузы гусеницами, находившимися в природе. Только у 0,5% гусениц, находившихся на улице, диапауза окончилась к началу зимы 1948/49 г. Очевидно, что обычная для наших широт зима, с ее отрицательными температурами, уже сама по себе исключает возможность окончания диапаузы в гусеницах. Зимой этот процесс у них может итти лишь в периоды оттепелей, когда температура окружающего воздуха поднимается выше 0°. Зима 1948/49 г. в Москве была исключительно теплой. Дневные температуры нередко поднимались выше 0°. В другие же зимы положительные температуры, даже в дневные часы суток, можно было наблюдать только во второй половине марта. Среднесуточная температура в 0° устанавливается, по Галахову [1], только в апреле. И хотя весеннее повышение температуры идет быстро, все же возникает вопрос — каким образом диапауза у всех гу-

[2] Эти данные, по нашей просьбе, любезно сообщил нам В. Г. Шахбазов.

сениц оканчивается в апреле месяце[3], т. е. меньше, чем через 30 дней после начала положительной температуры, тогда как в наших опытах при постоянной температуре +8° для прохождения гусеницами диапаузы потребовалось 106 дней (см. таблицу). Очевидно, что диапауза у гусениц протекает не только в апреле, а начинается значительно раньше, еще при отрицательной температуре. Поэтому для решения вопроса о том, как прекращается диапауза в природе, мы обратились к уточнению микроклиматических условий в зимовочном гнезде.

Целый ряд авторов обращал внимание на то, что зимние гнезда гусениц, оболочки коконов, различные чехлы, покрывающие кладки яиц, имеют существенное значение для переживания насекомыми отрицательных температур в зимний период. Кулагин [7] наблюдал, что яйца непарного шелкопряда переносят мороз в —40°, если они густо покрыты войлоком из волосков бабочки, но при удалении последнего — погибают при —19°. Близкие к этому данные сообщает Кожанчиков [6]. Вейс и Гёсевальд указывают на значение кокона в предохранении куколок бабочек от резких колебаний температуры. Гревелиус нашел, что вынутые из гнезд гусеницы в течение нескольких часов погибают при —14°, в своих же зимних гнездах они выдерживают температуру в —31° в течение 24 часов (цит. по Уварову [14]).

Поверхность снега отражает от себя почти 90% энергии солнца и только около 10% ее поглощает, а для поверхности гнезда гусеницы боярышницы можно принять противоположные цифры. Особенно слабо, повидимому, отражаются им ультрафиолетовые, химически наиболее активные лучи спектра, более сильно — темнокрасные лучи. Так, например, альбедо[4] ультрафиолетовых лучей сухой травы 1.V.1937 в Крыму составляло 3%, а темнокрасных лучей 20% (Калитин [5]).

Альбедо, конечно, характеризует весьма существенные свойства гнезда боярышницы как микробиотопа ее зимующих гусениц, но не полностью. Для нас гораздо более важно охарактеризовать гнездо не столько со стороны его свойства отражать лучистую энергию солнца, сколько со стороны того эффекта, который получается от поглощения этой энергии его поверхностью. В нашем распоряжении не было никаких специальных измерительных приборов, кроме термометров от малой модели психрометра Асмана. Этими термометрами мы измеряли в солнечные дни зимы и ранней весны 1949 г. температуру внутри гнезд боярышницы и одновременно — в наружном воздухе. Степень нагрева предметов зависит не только от свойств и окраски их поверхности, но и от их положения по отношению к падающим лучам солнца. Покрытая снегом поверхность земли как раз находится в таком положении, при котором лучи солнца зимой лишь скользят по ней, а все стоящее (стволы деревьев) или висящее (гнезда боярышницы) перпендикулярно к поверхности земли находится в условиях, в которых лучи солнца нагревают предмет наилучшим образом. Поэтому и была обнаружена весьма существенная разница в температурах гнезда и воздуха.

Насколько существенна может быть эта разница, показывают следующие данные, касающиеся некоторых солнечных дней зимы 1948/49 г.:

28.I, 14 часов, за окном на солнце в пристенном слое воздуха при затенении ртутного шарика термометра +6°; в освещенных солнцем гнездах боярышницы +10, +12°.

2.II, 12 часов, в том же месте, солнце светит сквозь дымку-туман. В воздухе —13°, в гнездах —6, —7°.

26.II, 11 часов, ясно, в саду на высоте 1,5 м от земли. В воздухе в тени —5°, в освещенных солнцем гнездах +4,5, +7°.

27.II, 12 часов, ясно, в саду. В воздухе в тени —1°, в гнездах на солнце +7°.

В пасмурные дни, естественно, температура в гнездах равна температуре окружающего воздуха. Гнездо удерживает тепло не долго.

---

[3] В конце апреля, как известно, гусеницы боярышницы покидают свои зимовочные гнезда и приступают к питанию распускающимися почками.

[4] Способность различных поверхностей отражать от себя лучистую энергию солнца называется альбедо.

Конечно, измерение температуры гнезда термометром не вполне точно отражает фактическую температуру шелковых колыбелек, где сидят гусеницы. В последних она, несомненно, бывает еще более высокой. Однако и приведенных данных достаточно, чтобы представить себе, насколько существенна роль гнезда в этом отношении. С точки зрения биологии развития гусениц в зимне-весенний период, понимая диапаузу как этап их развития, трудно переоценить значение гнезд боярышницы. Именно благодаря гнездам и оканчивается диапауза у их обитателей к моменту распускания почек кормовых растений. Не будь гнезд, создающих вокруг гусениц «весенние температуры» уже в солнечные дни зимы, гусеницы боярышницы не смогли бы окончить диапаузу в апреле.

4. Значение зимовочных гнезд в биологии боярышницы

Выявленная нами роль гнезд боярышницы в прохождении диапаузы зимующими гусеницами показывает, насколько важны подобные образования для понимания биологии развития насекомых, зимующих, подобно нашему объекту, в гнездах, коконах или под разного рода чехликами на открытом воздухе. В отличие от форм, проводящих зиму в почве, под камнями или в водной среде, эта группа «воздушных» зимовщиков с осени по необходимости должна иметь прочную диапаузу. Последняя нужна для того, чтобы обеспечить переживание возможно длительных осенних теплых периодов погоды, без опасности преждевременного окончания диапаузы. С другой стороны, эта группа насекомых имеет приспособления для выхода из диапаузы к весеннему времени.

Хотя в нашу задачу здесь и не входит всестороннее обсуждение вопроса о защитных функциях гнезд боярышницы и других насекомых, зимующих в сходных условиях, попутно заметим, что они вряд ли столь существенны, как принято об этом думать. Гнезда боярышницы вовсе не являются непреодолимым препятствием для добычи из них гусениц хищниками. Синицы зимой вполне справляются с ними и достают оттуда гусениц. При этом скопление в гнезде большого числа особей только облегчает хищникам их массовое истребление. За зиму гнезда боярышницы, как правило, сильно расклевываются синицами. Так, например, с осени (19.IX) в дер. Соколово Ногинского района в среднем на одно гнездо приходилось по 17,64 гусеницы (обследовано 1627 гнезд), а к весне (15.III) их было в среднем по 6,26 гусеницы на гнездо (обследовано 3105 гнезд). О сильном расклевывании гнезд синицами сообщил нам из Харькова и В. Г. Шахбазов.

Вряд ли также большое значение имеет и их защитная роль от охлаждения. Вследствие малых размеров гнезд, коконов и других защитных зимовочных образований у насекомых они, естественно, могут сохранять тепло лишь на очень незначительные сроки, измеряемые часами. Эта их роль может быть существенна, например, в ночные часы после солнечных не очень холодных зимних или ранневесенних дней, когда нагревшееся за день под лучами солнца гнездо после захода солнца остывает медленнее окружающего воздуха. Гнезда могут иметь значение также в некотором сглаживании резких колебаний температуры окружающего воздуха.

В зимне-весенний период роль гнезд как приспособлений для улавливания солнечной радиации и создания в гнезде особого микроклимата, наряду с защитой гусениц от смачивания и высыхания, особенно велика.

5. Диапауза боярышницы — стадия ее развития

Некоторые насекомые (например, пчелы) зимний период года проводят, с точки зрения биологии развития, в состоянии, качественно мало отличающемся от их обычного. Другие насекомые в зимний период года

впадают в спячку. Это по преимуществу обитатели почвы и ее поверхности. Наконец, третья группа — открыто зимующие формы — имеет диапаузу [5]. Последняя необходима этой группе насекомых прежде всего для того, чтобы уйти на зимовку именно в «зимовочной» фазе роста их организма, а не в какой-нибудь из последующих фаз. Например, зимовочной фазой яблонной моли являются непитавшиеся, только что вышедшие из яиц гусеницы. Чтобы удержать их именно в этой фазе в теплый период второй половины лета и начала осени, когда температура воздуха вполне допускает питание и рост этих гусениц, в их развитие включается особая стадия — диапауза, температурный оптимум для окончания которой, повидимому, далек от условий, имеющихся в этот период в природе. То же самое происходит и с другими зимующими фазами насекомых. Если бы не было диапаузы, то весьма нередко зима застигала бы этих насекомых не на зимовочных, а на следующих за ними, менее приспособленных к зимовке фазах: китайского дубового шелкопряда, например, бабочкой, тутового — в гусенице, боярышницу — в куколке и т. п. Таким образом, наличие в их развитии диапаузы, совершенно очевидно, имеет глубокий биологический смысл.

Возникает вопрос — является ли диапауза стадией в развитии этих насекомых? В предыдущих работах [2, 3, 4], касавшихся эмбриональной диапаузы тутового и куколочной диапаузы дубового шелкопряда, мы уже ответили на этот вопрос утвердительно. Однако после признания за диапаузой этих форм значения стадии развития нам приходилось слышать несогласие с таким толкованием. Наших оппонентов особенно смущало то обстоятельство, что диапауза этих форм является как бы факультативной, т. е. могущей быть в одном поколении шелкопрядов и отсутствовать в другом поколении. При ответе на это можно было бы ограничиться ссылкой на наличие и отсутствие, в зависимости от условий предшествующего развития растений, качества озимости у однолетних злаков. Однако вряд ли необходимо прибегать к подобным аналогиям. Гораздо удобнее сослаться на наш случай с боярышницей и на сотни других аналогичных примеров с насекомыми, имеющими нормально всегда только одну генерацию в году и развивающимися обязательно с диапаузой. У этих насекомых диапауза является строго обязательным для каждого онтогенеза этапом или стадией их обычного развития. Наряду с этим при ненормальном развитии, т. е. таком, какого не бывает в природе, но какое можно получить в лабораторной обстановке, вероятно, возможно заставить и боярышницу развиваться без диапаузы. Диапауза возникает в организме насекомого благодаря особым условиям его жизни, обычно только таким, какие бывают в природе и какие не всегда удается воссоздать в лаборатории.

В случае китайского дубового шелкопряда или бивольтинных пород тутового шелкопряда диапауза еще может рассматриваться только как некая биологическая адаптация к сезонным изменениям в условиях жизни; поэтому она считается необязательным, факультативным явлениям в онтогенезе этих форм. Однако уже у моновольтинных пород тутового шелкопряда, как и у боярышницы и других насекомых, нормально имеющих только одно поколение в году, эта особенность в их развитии становится совершенно обязательным этапом каждого онтогенеза и поэтому с полным основанием может рассматриваться как определенная специфическая стадия в их развитии. И тот факт, что в лаборатории, вероятно, все же можно получить — при необычных условиях жизни — завершенное развитие этих форм без диапаузы, ни в какой мере не может поколебать этого положения, так как организм и его развитие, естественно, должны представляться в единстве с обычными

---

[5] При определенных условиях, находясь в диапаузе, они также могут впадать в холодовое оцепенение или спячку.

для них условиями жизни, а не в отрыве от них. Диапауза является обязательным этапом онтогенеза насекомого лишь в определенных — естественных, имеющихся обычно в природе,— условиях его развития, в других же условиях она может и отсутствовать. Утверждение же обратного возможно лишь в случае разрыва единства организм — условия жизни и признания за диапаузой значения явления, определяемого чем-то особым, находящимся вне влияния окружающих условий развития особи.

Выводы

1. Диапауза гусениц боярышницы есть особая стадия их развития.
2. Для ее окончания необходима не зимовка и не отрицательные температуры, а положительные температуры порядка +3, +8°.
3. Нормально диапауза у зимующих гусениц боярышницы оканчивается частично осенью, до наступления зимних морозов, частично зимой и ранней весной.
4. В конце зимы (февраль) и ранней весной (март) развитие гусениц боярышницы, выражающееся в выходе из диапаузы, происходит при отрицательных температурах воздуха. Это оказывается возможным благодаря особому микроклимату их гнезд в этот период, когда на солнце температура в гнездах оказывается на 6—8° выше температуры окружающего воздуха.
5. Эта «согревающая» в солнечные дни функция гнезд боярышницы биологически оказывается весьма важной.

Литература

1. Галахов Н. Н., Климат Московской области, Сборн. «Календарь русской природы», кн. 1, Москва, 1948.— 2. Золотарев Е. Х., Диапауза и развитие куколок китайского дубового шелкопряда (Antheraea pernyi G.-M.), Зоологический журнал, т. XXVI, № 6, 1947.— 3. Золотарев Е. Х. и Попель Ю. А., О сущности и продолжительности диапаузы у тутового шелкопряда (Bombyx mori L.), Докл. ВАСХНИЛ, № 7, 1947.— 4. Золотарев Е. Х., Биология диапаузы куколок дубового шелкопряда, Сборн. «Культура дубового шелкопряда в СССР», ВАСХНИЛ, 1948.— 5. Калитин Н. Н., Спектральное альбедо земной поверхности на южном берегу Крыма, Вопр. курортол., № 3-4, 1938.— 6. Кожанчиков И. В., Значение физических условий среды в развитии яиц непарного шелкопряда, Вестн. защ. раст., № 3, 1940.— 7. Кулагин Н. М., Вредные насекомые и меры борьбы с ними, т. II, 1930.— 8. Мончадский А. С., О типах реакций насекомых на изменения температуры окружающей среды, Изв. АН СССР, Сер. биол., № 2, 1949.— 9. Плешкова Т. Т., Альбедо земных образований, Природа, № 10, 1948.— 10. Сахаров Н. Л., Вредные насекомые нижнего поволжья, Саратов, 1947.— 11. Ушатинская Р. С., Основные мероприятия по защите плодовых садов от сельскохозяйственных вредителей и болезней, Москва, 1948.— 12. Шельдешева Г. Г., К физиологии эмбрионального развития китайского дубового шелкопряда (Antheraea pernyi G.-M.), Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, № 4, 1946.— 13. Щеголев В. Н., ред., Сельскохозяйственная энтомология, 1941.— 14. Uvarov B. P., Insect and climate, Ent. Soc., London, vol. 79, 1931.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2

К ВОПРОСУ ФОРМИРОВАНИЯ СТАЙ У ПТИЦ И РАСПАДЕНИЯ ВЫВОДКОВ

А. В. МИХЕЕВ

Главное управление по заповедникам

Образование стай у птиц — широко распространенное явление. Одни виды собираются в стаи на время перелетов, другие только на короткий срок послегнездовых кочевок, третьи ведут стайный образ жизни в течение большей части года, разбиваясь на пары лишь в период гнездования. Колониальные птицы держатся вместе и во время гнездования.

Вопрос о том, как формируются стаи и на чем — биологически — основано стаеобразование, представляет несомненный интерес. Однако в орнитологической литературе он почти не освещен. В связи с этим считаю возможным опубликовать произведенные мною в 1947 и 1948 гг. в Приволжско-Дубнинском государственном заповеднике наблюдения над образованием стай у некоторых мелких воробьиных птиц.

При изучении стационарного распределения птиц в гнездовый период бросается в глаза одна характерная особенность: более или менее равномерное размещение пернатого населения на территории лесного массива заповедника.

Все лесные стации в этот период бывают заняты теми или иными видами. С окончанием периода гнездования картина резко меняется. После вылета птенцов большинство видов меняет стации и перемещается в другие места — кустарники и участки смешанного леса, расположенные, преимущественно, по опушкам, вдоль дорог и просек. Внутри лесного массива птицы концентрируются главным образом в участках светлого леса. Глухие, затемненные участки леса, особенно с сырыми почвами, где весной и в период гнездования наблюдалось значительное оживление, становятся пустынными и птицами почти вовсе не посещаются. Обычное для гнездового периода размещение птиц нарушается. Из одних мест птицы исчезают, в других — концентрация их резко увеличивается. Эта неравномерность размещения птиц по лесному массиву в заметной форме начинает наблюдаться в заповеднике в первой половине июля. В дальнейшем она еще более увеличивается.

Неравномерность размещения птиц в значительной мере связана с образованием у них скоплений — явления, весьма характерного для многих лесных видов. Скоплением я называю сборище птиц (или концентрацию их в одном месте), имеющее временный характер. По внешнему виду оно похоже на стайку, так как птицы в нем держатся вместе и иногда довольно кучно. Однако при более внимательном наблюдении за поведением птиц обнаруживаются резкие отличия скопления от стайки.

Во-первых, в скоплении птицы значительно более рассредоточены, чем в стайке, рассыпаны на большей территории. Как правило, оно не имеет той кучности, которая характерна для стаи. Во-вторых, скопление не однородно по составу, оно складывается из отдельных семеек, в

которых привязанность молодых друг к другу и к родителям еще не утрачена. В скоплениях зябликов, например, очень часто слышно бывает чириканье молодых, видны преследующие родителей птенцы и кормление первыми последних. Семьи обычно держатся вместе, несколько обособленно друг от друга. В-третьих, что особенно характерно для скопления и что принципиально отличает его от стайки, это отсутствие устойчивой связи составляющих его птиц (не считая семей) между собой. Входящие в скопления птицы еще не связаны между собой, как в стае, инстинкт стайности не выражен в такой мере, как это наблюдается в настоящей стае. В скоплении родственные связи между членами семьи проявляются сильнее, чем инстинкт стайности. Это особенно наглядно подтверждается тем, что, будучи вспугнуты, птицы разлетаются семейками и группками в несколько семеек в разные стороны и скопление рассыпается на более или менее продолжительное время. Например, если вспугнуть скопление зябликов, то оно делится не на две части, а просто рассыпается. Потревоженная же стая зябликов разделяется на две или несколько частей, но затем одна, обычно меньшая часть, тут же на глазах поворачивает и летит за основным ядром, сразу же присоединяясь к последнему. Многочисленные проделанные мною эксперименты всегда давали одну и ту же картину: вспугнутая и разрозненная стая быстро, на глазах, вновь соединялась, скопление же рассыпалось и исчезало. Скопления нередко рассыпаются, и не будучи вспугнутыми, так же быстро, как и возникают.

Но несмотря на это, все же тяготение к «сообществу» у птиц в скоплении существует. Это подтверждается тем, что не тревожимое скопление движется в одном направлении, входящие в него птицы кочуют вместе. Даже и вспугнутые иногда стремятся следовать вместе с основным ядром. Отмеченные особенности и детальные наблюдения за дальнейшей судьбою скоплений позволяют притти к выводу, что скопление является первым этапом образования стаи. В дальнейшем привязанность к сообществу у птиц усиливается и закрепляется, скопление превращается в стайку. В лесах заповедника скопления наблюдаются у зябликов, лесных коньков, синиц, дроздов, корольков, белых трясогузок, пеночек и других.

Численность особей в скоплении бывает различна, но в большинстве невелика — от нескольких семеек до нескольких десятков птиц. Скопления более многочисленны у зябликов, дроздов, более мелкие — у пеночек, синиц, трясогузок. Помимо скоплений, состоящих из особей одного вида, очень часто встречаются смешанные скопления, образующиеся из особей разных видов. Отличаются они от обычных скоплений лишь тем, что особи в них обычно более рассредоточены, разные виды иногда занимают разные ярусы (например, зяблики — на земле, мухоловки — на нижних сухих сучьях деревьев, пеночки — в верхних частях кроны и т. д.), а также тем, что связь между членами скопления слабее. Смешанные скопления рассыпаются быстрее, чем скопления одного вида.

Сочетание видов в смешанных скоплениях бывает самое разнообразное. Так, 4 августа 1948 г. на опушке светлого соснового бора я встретил скопление, состоявшее из лесных коньков, серой мухоловки, зяблика и пеночки веснички. Лесные коньки и зяблики держались на земле, серые мухоловки — на нижних сухих сучьях, пеночки — в кроне сосен. 8 июля на опушке смешанного леса наблюдалось скопление, в которое входили: большая синица, гаичка, конек лесной, пеночка весничка, зяблик, дрозд рябинник, чиж, щегол. Птички в количестве свыше сотни сосредоточились в небольшой куртинке деревьев.

26 августа на опушке смешанного леса у лесного ручья было обнаружено большое скопление из чижей, большой и хохлатой синицы, пеночки веснички и зяблика. На участке опушки, протяженностью прибли-

зительно 40 м, сконцентрировалось несколько сот птиц, с писком и криками порхавших по деревьям и обыскивавших ветви.

Естественно возникает вопрос: как происходит образование скопления и на чем оно основано?

Наблюдения позволяют полагать, что скопления возникают в результате общения птиц в местах концентрации пищи. В связи с похолоданием, которое имеет место во вторую половину лета (особенно ночами), а также сокращением продолжительности дня, насекомые в наиболее глухих, сырых и тенистых участках леса исчезают или становятся малочисленными. На освещенных полянах, опушках, в светлых участках леса, хорошо прогреваемых солнцем, насекомые еще многочисленны. В эти места, естественно, и собираются птицы, как насекомоядные, так и зерноядные (зяблики), летные птенцы которых еще нуждаются в животных кормах. В таких местах и образуются скопления. Почти все скопления, наблюдавшиеся мною, держались именно по таким сухим, хорошо освещенным и прогреваемым местам. Особенно часто скопления наблюдались вблизи опушки смешанного леса, где среди молодого ельника и крупных берез в результате вырубок образовались маленькие полянки, прогреваемые солнечными лучами. Пни и сухой хворост, разбросанный по полянкам, изобиловали насекомыми. Во второй половине июля здесь постоянно держались небольшие скопления серых мухоловок, хохлатой синицы, гаички, пеночки веснички и зяблика. Мухоловки усердно ловили насекомых низко над землей, хохлатые синицы и зяблики разыскивали их на земле среди сухой подстилки, гаички и пеночки веснички — на нижних ветвях кроны елей и берез. Показательно, что в верхних частях крон деревьев птиц не было, все они тяготели к земле и нижним ветвям.

Интересно и то, что скопления птиц на этих полянках наблюдались только в определенные часы, когда полянки лучше всего прогревались солнцем: с 9—10 часов утра до 11—12 часов дня. Не замечалось здесь ярко выраженных скоплений и в пасмурные дни.

Наблюдения показывают, что в размещении птиц по лесу во вторую половину лета большую роль играет солнечное освещение. С условиями освещения связаны пробуждение и суточные передвижения птиц, во время которых они держатся в освещенных и хорошо прогреваемых местах. Связь суточной активности с условиями солнечного освещения особенно хорошо заметна у насекомоядных птиц. Основана она, как я полагаю, на том, что на прогреваемых участках под влиянием солнечных лучей насекомые оживают, становятся более активными и доступными для птиц. Именно поэтому во время экскурсий по лесу я ежедневно встречал птиц на определенных местах, но в одни часы — на одних, в другие — на других.

Особенно показательны наблюдения за серой мухоловкой. В первой половине августа на опушке одного соснового бора держались семейки серых мухоловок. Рано утром (в 5—6 часов), когда лучи солнца еще не проникали в древостой и под кронами сосен была тень и прохлада, птички держались на одиночных соснах на краю поля, гоняясь здесь за насекомыми. Позднее, часам к 8—9, они перемещались на опушку бора, где уже не чувствовалось прохлады и влажности в воздухе, которая продолжала царить несколько глубже в бору, в 150—200 м от опушки. Часам к 10—11 дня под действием солнечных лучей становилось сухо и в глубине бора. К этому времени появлялись здесь и мухоловки. Пустынный в утренние часы участок бора оживал от многоголосного писка птичек и их беспрерывных полетов в погоне за насекомыми. Так, по мере проникновения солнечных лучей внутрь леса постепенно углублялись в него и серые мухоловки.

Все это подтверждает мысль о том, что во вторую половину лета мелкие лесные птицы концентрируются в таких местах, в которых легче

всего могут найти пищу в виде насекомых. Последние же многочисленны на открытых и прогреваемых солнечными лучами местах. С этим обстоятельством связано отмеченное выше общее перемещение птиц в послегнездовый период из глубины леса на опушки, к просекам, полянам и другим открытым местам. И чем ближе к осени, тем оно более выражено.

Случайные встречи птиц из разных выводков в местах обилия пищи постепенно закрепляют привязанность их друг к другу. Происходят совместные кочевки очутившихся в одном скоплении птиц по наиболее благоприятным в отношении корма местам. Слабая на первых порах, «общественность» птиц впоследствии усиливается и превращается в устойчивую стайность. Тем самым скопление превращается в стайку.

Наступает это примерно тогда, когда утрачиваются родственные связи между родителями и птенцами и выводки рассыпаются. Наблюдения, например, над зябликами показали, что привязанность птенцов к родителям существует только в скоплении; в настоящей же стайке она незаметна.

Мелкие стайки в дальнейшем объединяются и образуют крупные стаи. При этом характерно то, как это наблюдалось у зябликов, что вначале крупная стая представляет собой скопление, состоящее, однако, не из выводков, а из мелких стаек. Такого рода скопления второго порядка, если так можно выразиться, в принципе не отличаются от первоначальных скоплений, так как устойчивой связи между мелкими стайками скопления на первых порах нет. Такое скопление так же легко рассыпалось на стайки, как первоначальное — на выводки. Можно полагать, что образование крупных стай происходит постепенно из более мелких через ряд все более и более увеличивающихся скоплений[1]. Возможно, что к такому скоплению примешивается некоторое количество и одиночных птиц.

Таким образом, скопление, состоящее из особей одного вида, представляет собой первую стадию образования стаи, в которую оно в дальнейшем превращается.

Смешанные скопления, зарождающиеся на тех же самых основах, т. е. на встречаемости птиц в местах обилия корма, носят временный характер. В них не появляется привязанности особей разных видов друг к другу, и такое скопление скоро механически рассыпается.

Образование скоплений, а затем мелких стаек и крупных стай у разных видов происходит в разное время и в разных местах, в зависимости от пищи и характерных для того или иного вида стаций. Так, у зябликов скопления начали появляться в 1948 г. в первых числах июля, первые стайки — в конце июля, скопления из мелких стаек — около середины августа, крупные стаи — в конце августа. У чижей эти явления наблюдались, примерно, в те же сроки, а у лесных коньков несколько позднее.

Выводы

1. Стационарное размещение мелких лесных птиц в гнездовый период характеризуется более или менее равномерным их распределением по лесному массиву, что связано с повсеместным распространением насекомых — основной пищи лесных видов — и с инстинктом «гнездовой территории».

2. В послегнездовый период равномерность размещения птиц нарушается. Большинство их из глубины леса переселяется на опушки, к просекам и полянам, в хорошо прогреваемые солнечными лучами уча-

[1] Не исключена возможность, что собирающаяся перед осенним отлетом с обширной местности стая по возвращении с зимовок вновь распадается на те же самые мелкие стайки, из которых она образовалась.

стки светлого леса, т. е. в места, где во вторую половину лета наиболее обильны и доступны насекомые. От условий солнечного освещения в лесу зависит активность и размещение насекомых, а следовательно, и птиц.

3. Характерным явлением в послегнездовый период, усиливающим неравномерность размещения пернатых по лесной территории, является образование скоплений у птиц. Скопление представляет собой сборище выводков птиц, имеющее временный характер. Основное отличие его от стайки состоит в отсутствии устойчивой связи между птицами, в преобладании родственных инстинктов над инстинктом стайности.

4. Скопление возникает в результате нахождения птиц в местах концентрации пищи и является первым этапом образования стаи. В дальнейшем оно превращается в стаю. Происходит это тогда, когда родственные связи внутри семьи исчезают, а инстинкт стайности закрепляется.

5. Укрупнение стай происходит путем объединения мелких стаек. Объединение это проходит сначала стадию скопления в котором фигурируют уже не выводки, а мелкие стайки.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОБЛЕМЫ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ

(Проблема экспериментального изменения экстерьера и интерьера животных)

С. И. ЧЕРНЫЙ

Кафедра зоологии и дарвинизма Киевского ордена Трудового Красного Знамени с.-х. института

Откроется громадное и почти непочатое поле для исследования причин и законов изменений, корреляций, действия упражнения и неупражнения, непосредственного действия внешних условий и т. д.

Возрастет в громадной степени значение изучения наших домашних пород. Новая разновидность, выведенная человеком, представится более любопытным и важным предметом изучения, чем добавление еще одного вида к бесконечному числу уже занесенных в списки.

Ч. Дарвин

I. Введение

1. История вопроса. Давно известно, что постоянная работа любого органа или системы органов, не выходя за известные пределы, способствует их прогрессивному развитию. При отсутствии этой работы, наоборот, орган начинает регрессировать и может поддаваться атрофии. Впервые на это обратил внимание Жан Ламарк (1809), который в своей знаменитой «Философии зоологии» постарался иллюстрировать следствие упражнения и неупражнения органов многочисленными примерами. Закону функции, повидимому, подлежат все органы, однако влияние «функционирования» ярче всего выступает на мускулатуре и костях. Известно, что всюду, где мускул прикрепляется к костям и где это приводит к развитию бугорков или гребней на костях, последние развиваются тем сильнее, чем чаще употребляются прилежащие к ним мышцы. Прикрепленные к костям мышцы соответственным образом влияют на рычаги, при помощи которых они работают. Форма и величина костей зависят от развития мускулатуры. Это общеизвестно из анатомии и базируется на многих обстоятельных исследованиях (Дарвин, 1859, П. Лесгафт [5], I. Wolff [10], H. Hirsch [9]).

Изменения, возникающие в организме вследствие усиленного функционирования, настолько широко распространены и очевидны, что практика животноводства уже давно пользуется функциональными изменениями (раздой коров, тренировка лошадей и др.) для повышения продуктивности животных, хотя природа функциональных изменений оставалась еще не исследованной. Зоотехническая наука почти не интересовалась изучением функциональных изменений. Богданов [2] по этому поводу пишет: «...крайне странно, то малое внимание, которое обращала в общем до сих пор на все эти явления зоотехния, в которой упражнение органов, как важнейший фактор поддержания и даже создания пород, обыкновенно едва упоминалось».

Попытки старых авторов с помощью экспериментов исследовать функциональные изменения дали положительный результат. Они показали, что в организме животного под влиянием мышечной работы возникают соответствующие адаптивные изменения, и наметили ряд новых вопросов, разрешение которых могло бы иметь практическое и теоретическое значение. Так, Дарвин (1859) установил, что у домашней утки вес костей крыльев убавился приблизительно на 25%, а вес костей ног увеличился против дикой. Первое автор ставит в связь с отсутствием упражнения, второе — с увеличением упражнения.

Фойт (Voit) показал, что у голубей «деятельные» и «недеятельные» кости различно относятся к недостатку минерального питания. «Деятельные» (трубчатые) кости при кормлении голубей пищей бедной известью развивались предпочтительно перед «недеятельными». Грудная кость и череп, напротив, получили тонкое ноздреватое строение

Весьма интересны опыты Лискуна [6]. Изучая у морских свинок влияние механической работы на изменение черепа и костяка, он установил, что чрезмерная механическая работа, производимая молодыми животными, задерживает рост костей как в длину, так и в ширину. Череп же настолько устойчив, что не поддается изменениям под влиянием этого фактора.

Шварценкер (Schwarzencker) установил (по Адамцу [1]), что абсолютный вес сердца английских скакунов больше веса сердца обыкновенных лошадей равного веса.

Опыты Кульбса (Kulbs) доказали (по тому же автору), что у диких кроликов в неволе вес сердца скоро уменьшается. Интересные исследования того же автора о влиянии мускульной работы на внутренние органы были проведены на собаках одинакового пола, одного и того же помета. Он заставлял собак бегать на топчаке и производить таким образом определенную мускульную работу. Этим достигалось, кроме лучшего развития мускулатуры, также и лучшее развитие внутренних органов, особенно сердца и печени.

Однако эти и другие важные исследования авторов, давшие положительный результат, вскоре были совершенно оставлены под влиянием ложных успехов формальной генетики, отрицавшей всякое влияние функциональных изменений на эволюционный процесс.

Между тем проблема функциональных изменений оставалась неразрешенной. Эти изменения не получили еще научного обоснования. В частности, недостаточно изученным оставался вопрос о влиянии мышечной работы различной интенсивности на рост и развитие животных. Влияние мышечной работы на изменение функций ряда других органов, не находящихся в непосредственной связи с мышечной системой, еще также мало интересовало исследователей. Едва ли другой какой-либо вопрос общей биологии был центром такого внимания и дал повод к столь большой полемике, как вопрос о значении функциональных изменений, или, в более широком смысле, приобретенных в эволюционном процессе изменений. Основным недостатком всех исследований было то, что они по-настоящему не были проникнуты диалектическим материализмом, не было доказательств, что путем этих экспериментов можно направленно изменять природу растений и животных. И только благодаря замечательным работам над растительными объектами И. В. Мичурина, Т. Д. Лысенко, их учеников и последователей вопрос об адэкватности приобретаемых изменений получил положительное освещение.

Результаты этих исследований легли в основу учения о направленном изменении природы растений и животных в нужную для практики сторону путем управления условиями жизни. Акад. Т. Д. Лысенко [7] в своем докладе «О положении в биологической науке» на исторической августовской сессии Всесоюзной академии с.-х. наук им. Ленина отметил важность признания факта наследования приобретаемых изменений

так: «Мы, представители советского мичуринского направления, утверждаем, что наследование свойств, приобретаемых растениями и животными в процессе их развития, возможно и необходимо» (подчеркнуто мною.— *С. Ч.*).

Теперь уже вопрос о наследовании приобретаемых изменений не вызывает сомнения, однако детали наследования этих изменений у животных еще требуют специального изучения.

Учитывая интерес и важность поставленных вопросов как в теоретическом, так и в практическом отношении, особенно вопроса о наследовании приобретаемых функциональных изменений, я еще в 1936 г сделал попытку экспериментального исследования проблемы.

При осуществлении этой попытки были намечены следующие задачи: 1) выяснить влияние функционального фактора, т. е. мышечной работы, на рост и развитие животных; 2) изучить влияние различных условий функционирования на развитие костяка; 3) выяснить отношение функционального фактора к воспроизводительной системе; 4) выяснить природу функциональных изменений и хотя бы наметить пути к построению функциональной теории.

2. Материал и методика исследования. Поскольку главной задачей моих исследований являлось изучение наследования приобретенных функциональных изменений преимущественно под влиянием измененных условий мышечной работы животного организма, предо мной прежде всего встал вопрос об объекте исследования и методике. Мне нужно было для исследования подобрать таких животных, которые отличались бы быстрым темпом роста, большой плодовитостью и содержание которых обходилось бы сравнительно дешево. В качестве такого объекта я избрал белых мышей.

Несмотря на то, что исследования проведены были главным образом на этом объекте и только частично на свиньях, сделанные мной выводы могут иметь и более широкое значение. Вместе с тем выгодность исследования на этом материале сказалась в том, что в течение 3—4 лет я получил 18 поколений экспериментальных животных.

В своих исследованиях я не пользовался методиками предшествовавших авторов. Ими применялись вращающиеся цилиндры (Лискун, исследования на морских свинках), топчаки и т. д. Некоторые даже заставляли экспериментальных животных плавать в воде. Я пользовался «естественной» методикой, позволяющей довольно точно учесть работу живого и ее влияние на организм последнего. Работа организма определялась конструкцией ящиков, в которых содержались животные. Ящики были сконструированы с таким расчетом, чтобы дать возможность животному работать в определенных нормах и чтобы можно было учитывать количество работы животного. Суть этой методики состоит в том, что животные должны были жить в одном месте, пить ходить в другое место и питаться в третьем месте. При этом они неизбежно должны были производить работу с известным напряжением, а в некоторых случаях передвигаться даже прыжками.

В процессе опытов и экспериментальные, и контрольные животные находились в одинаковых условиях содержания и избыточного кормления, поэтому влияние других факторов, кроме функционального, можно считать исключенным.

Опыты проведены на большом материале. Во всех сериях опытов участвовало до 2000 животных. Животные, участвовавшие во всех дальнейших опытах, первоначально были выведены от одной самки путем тесного родственного разведения, затем они делились по группам и ставились в различные условия мышечной работы до окончания роста Некоторые группы животных для изучения закономерностей наследова-

ния приобретаемых изменений должны были находиться в тех же условиях в течение ряда поколений.

Исследования продолжались с 1936 до 1941 г. Они в основном закончены и частично опубликованы, к сожалению, без обобщений (Черный [8]). Однако вопрос о закономерностях наследования функциональных изменений в этих исследованиях, прерванных войной, был еще недостаточно разработан.

II. Влияние различных условий мышечной работы на изменение функций животного организма

1. Влияние функционального фактора на рост животных. Для изучения этого вопроса было поставлено несколько серий опытов. Для каждой серии брались молодые животные 7-недельного возраста, по возможности одного помета; они находились в опыте свыше 3 месяцев до окончания роста. Поскольку все серии опытов дали тождественный результат, мы приводим здесь данные лишь одной серии опытов.

6 самцов одного возраста были разделены на 2 группы по 3 самца в каждой. Первая группа была поставлена в обычные условия, при которых интенсивность движений зависела исключительно от желаний животного. Вторая группа животных была поставлена в условия неизбежной систематической работы средней напряженности.

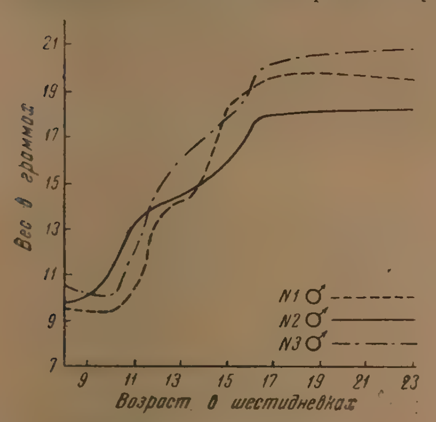


Рис. 1. Рост животных в условиях непринужденной работы

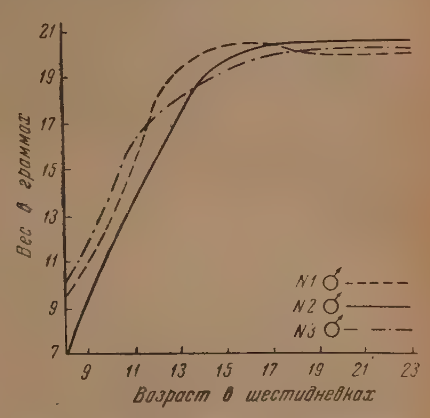


Рис. 2. Рост животных в условиях неизбежной систематической работы средней напряженности

В течение опыта животные подвергались ежедневному взвешиванию для изучения изменений их живого веса. Затем на основании весовых данных построены кривые роста. На рис. 1 представлены кривые роста для животных первой группы, на рис. 2 — для животных второй группы. При сравнении рисунков бросается в глаза, что кривые, представленные на рис. 2, являются более однотипными, почти наложенными друг на друга, чем кривые на рис. 1.

Если произвести детальное сравнение веса животных обеих групп до и после опыта (табл. 1), то это станет еще более ясным.

Из табл. 1 видно, что в первой группе разница в весе между наибольшим и наименьшим животным или размах варьирования в весе до опыта составляет 1,0 г, после опыта — 2,7 г. Во второй группе эта разница до опыта составляет 2,6 г, после опыта — 0,5 г. Хотя до опыта животные второй группы отличались бо́льшим размахом варьирования в весе (2,6), чем первой (1,0), однако в результате опыта животные второй группы оказались почти одного веса.

Если выразить в процентах отношение размаха варьирования конечного веса к начальному, то у животных первой группы оно составляет 277%, у животных второй — 21%.

Таблица 1

Влияние функционального фактора на рост животных

Группы животных	Серия	№ и пол животных	Начальный вес в г	Конечный вес в г	Разница в весе до опыта	Разница в весе после опыта	%
I	№ 1	№ 1—♂ № 2—♂ № 3—♂	9,400 9,836 10,400	18,000 19,500 20,773	1,000	2,773	277
II	№ 1	№ 1—♂ № 2—♂ № 3—♂	9,066 6,850 9,500	20,100 20,660 20,330	2,650	0,560	21

На основании изложенного можно притти к следующему заключению: если животные одного возраста в период роста подвергаются определенному воздействию функционального фактора, то последний способствует однотипности их роста; если же в период роста животные не подвергаются такому воздействию, а растут в обычных условиях, то они отличаются разнотипностью роста.

2. Влияние функционального фактора на развитие внутренних органов животных. Полученные данные о росте под влиянием функционального фактора, естественно, заставили обратить внимание на развитие таких главнейших органов, как сердце, легкие, почки и печень опытных животных.

Для изучения этого вопроса нами было поставлено несколько серий опытов. В каждой серии образованы 2 группы: опытная (Б) и контрольная (Н). Опытные и контрольные животные находились в совершенно одинаковых условиях кормления и ухода, с той только разницей, что контрольная группа находилась в условиях, в которых животные могли производить лишь незначительную (минимальную) работу. Эта группа может быть названа «неработающей». В то же время животные опытной группы должны были неизбежно систематически производить работу средней напряженности. Эта группа может быть названа «работающей».

Опыт производился с животными 6-недельного возраста, по возможности одного помета. Органы для исследования были взяты у них по окончании роста в возрасте 7 месяцев. В табл. 2 приводим полученные результаты опытов.

Таблица 2

Влияние функционального фактора на развитие внутренних органов животных

Группы животных	Количество животных	Пол	Средний общий живой вес в г	Средний вес органов в г. сердце	легкие	почки	печень
Неработающие (Н) . .	15	♂ и ♀	23,324	0,159	0,195	0,420	1,323
Работающие (Б)	20	♂ и ♀	22,445	0,169	0,207	0,446	1,473
Абсолютная разница . .	—	—	0,879	0,010	0,012	0,026	0,150

Если распределить животных по полу (табл. 3), то получим тождественные результаты.

Таблица 3

Влияние функционального фактора на развитие внутренних органов животных

Группы животных	Количество животных	Пол	Средний общий живой вес в г	Средний вес органов в г			
				сердце	легкие	почки	печень
Неработающие (Н) . .	10	♂	23,267	0,153	0,190	0,430	1,376
Работающие (Б)	11	♂	22,277	0,167	0,197	0,435	1,445
Абсолютная разница . .	—	—	0,990	0,014	0,007	0,005	0,069
Неработающие (Н) . .	5	♀	23,440	0,170	0,214	0,402	1,430
Работающие (Б)	9	♀	22,594	0,173	0,219	0,455	1,496
Абсолютная разница .	—	—	0,846	0,003	0,005	0,053	0,066

Из приведенных таблиц видно, что у работающих животных конечный общий вес только незначительно меньше по сравнению с неработающими. Вес работающих животных составляет 96,2% веса неработающих. Изучаемые органы у работающих животных весят больше органов неработающих животных.

Если выразить в процентах средний вес органов по отношению к среднему весу тела тех же животных, то получим данные, приведенные в табл. 4.

Таблица 4

Отношение веса отдельных органов к общему весу животных в %

Группы животных	Отношение веса органов к общему весу животных в %			
	сердце	легкие	почки	печень
Неработающие (Н)	0,68	0,83	1,60	5,6
Работающие (Б)	0,75	0,92	1,90	6,6
Разница	0,07	0,09	0,30	1,0

Если принять вес органов неработающих животных за 100, то процентное увеличение веса органов работающих животных по отношению к таким же органам неработающих видно из табл. 5.

Таблица 5

Процентное увеличение веса органов работающих животных в сравнении с неработающими

Группы животных	Сердце	Легкие	Почки	Печень
Неработающие (Н) .	100	100	100	100
Работающие (Б) . .	106,2	106,1	106,2	111,3

Не вдаваясь в рассмотрение деталей полученных данных о развитии внутренних органов животных под влиянием функционального фактора, можно притти к заключению, что функциональный фактор в соответствующих нормах способен вызвать качественные различия в развитии животных. У работающих животных главнейшие внутренние органы, особенно печень, лучше развиты, чем такие же органы у неработающих животных, при условии, если воздействию этого фактора подвергаются животные в период роста. Отсюда можно сделать выводы и практического значения, в частности в отношении разведения животных, так как функциональный фактор может способствовать развитию более сильной (здоровой) конституции.

3. Рост и развитие костяка. Изучив в основных чертах рост опытных животных и развитие их внутренних органов, я приступил к изучению изменений костяка в зависимости от различных условий функционирования.

Так как основная цель наших опытов состояла в экспериментальном изменении экстерьера и интерьера животных, то эти опыты проводились на огромном количестве животных. Приступая к этим исследованиям, я полагал, что мягкие части организма изменяются скорее, чем кость. Но оказалось, что костная ткань в зависимости от измененных условий функционирования изменяется очень легко.

Не вдаваясь в детали полученных результатов, поскольку это составляет предмет специального сообщения, хочу отметить, что в наших опытах мы могли получать более длинных или более коротких животных с измененными соотношениями грудного, поясничного и крестцового отделов. Такие же, даже еще более резкие изменения наблюдались в соотношениях пропорций отдельных сегментов конечностей в соответствии с измененными условиями движения.

Помимо линейного изучения роста костей и весового изучения органов, мы провели и гистологическое исследование тех же органов — сердца, легких, почек, печени и мышечных волокон скелетной мускулатуры. К сожалению, большое количество изготовленных нами препаратов погибло во время войны, и я сейчас не могу привести исчерпывающих данных. У работающих животных мы всегда наблюдали большее количество красных мышечных волокон, чем белых; у неработающих, наоборот, больше белых. Таким образом, намечаются пути к изменению пропорций костяка под влиянием соответствующих условий воздействия функционального фактора, а если принять во внимание изменение и внутренних органов под влиянием того же фактора, то создаются возможности для направленного изменения экстерьера и интерьера животных.

4. Влияние функционального фактора на воспроизводительную систему. Подходя к этому интересному вопросу, хочу заметить, что наши исследования в этом отношении нельзя считать законченными; они являются лишь ориентировочными и могут служить основанием для более детальных исследований сложного вопроса, касающегося размножения и плодовитости. Однако уже и на основании полученного материала можно сделать некоторые выводы.

Мы пользовались для опытов животными, содержащимися в различных условиях: в группе Н животные производили, по возможности, минимальную работу, в группе Б — работу средней напряженности и в группе В — работу повышенной (максимальной) напряженности.

1) Влияние на плодовитость. Для того чтобы получить общее представление о том, зависит ли плодовитость животных от степени интенсивности их мышечной работы, мы сперва использовали опыт, где изучалось влияние функционального фактора на развитие костяка. Так как в данном случае велись точные истории животных, то мы произвели регистрацию рождений в 3 вышеупомянутых группах животных, где самцы и самки должны были в течение всей жизни

(и даже в нескольких поколениях) производить работу соответствующей напряженности. Для этого мы выписали по 50 случаев пометов (рождений) у животных, содержащихся в разных условиях,— по одному случаю на каждую самку, не принимая во внимание ни возраста самки, ни того, какой это помет по счету, и получили данные, приведенные в табл. 6.

Таблица 6

Влияние функционального фактора на плодовитость

Группы животных	Количество пометов	Количество потомков	Среднее количество потомков на 1 помет
В	50	320	6,396
Б	50	369	7,377
Н	50	322	6,440

Оказалось, что в крайних условиях, в группе В — напряженной и группе Н — минимальной мышечной работы, на 50 пометов получено почти одинаковое количество потомков (320 и 322). В условиях группы Б — при средней напряженности мышечной работы — при том же количестве пометов число потомков увеличивается почти на 50; соответственно этому изменяется и среднее количество потомков на 1 помет. В условиях групп В и Н среднее количество потомков на 1 помет также почти одинаково — 6,3 и 6,4, тогда как в группе со средними условиями — Б — число потомков в среднем на 1 помет равно 7,3, т. е. на 1 потомка больше, или составляет 115%, если условия в группе В принять за исходные, т. е. за 100%. Или: при средних условиях, при средней напряженности работы животных число потомков на каждый помет увеличивается на 15%.

Подметив эту закономерность, мы поставили специальные опыты для более детального изучения данного явления. Кроме того, нас интересовал вопрос о промежутках между последующими беременностями в разных условиях. Для опыта взято 12 самок и 3 самца 6-недельного возраста, родившихся в условиях групп В, Б и Н, которые были размещены по 4 самки и 1 самцу в те же соответствующие условия (табл. 7). Над животными велись наблюдения в течение всей жизни с учетом их плодовитости.

Таблица 7

Влияние функционального фактора на размножение

Группы животных	Количество опытных животных	Количество пометов	Среднее количество потомков на 1 помет	Общее количество потомков в течение жизни
В	4♀×1♂	6	7,3	44
Б	4♀×1♂	10	7,1	71
Н	4♀×1♂	7	6,1	43

Из табл. 7 видно, что в группе Б, которая выполняет работу средней напряженности, условия являются наиболее благоприятными для размножения и плодовитости. Здесь количество пометов оказалось наибольшим, а именно 10 при общем количестве потомков 71.

В крайних условиях (группы Н и В) наблюдалось значительно меньшее число пометов и соответственно меньшее общее количество потомков. В группе Н, производившей минимальную мышечную работу,

при 7 пометах получилось 43 потомка. В группе В, производившей максимальную работу, при 6 пометах получилось 44 потомка. Таким образом, в средних условиях плодовитость животных на 65% больше, чем в крайних условиях. Отсюда можно сделать следующие выводы: а) недостаток мышечной работы, так же как и чрезмерная мышечная работа для беременных самок мышей, снижает их плодовитость, удлиняя промежутки между предыдущей и последующей беременностью; б) соответствующие средние нормы мышечной работы для самок мышей до беременности и в период беременности значительно (на 65%) повышают ее плодовитость, в частности за счет сокращения промежутков между последующими беременностями.

2) Влияние на потомков. Во время опыта мы обращали внимание не только на количество потомков, но и на их качества и индивидуальные особенности. С этой целью мы производили ежедневные взвешивания потомков, рожденных от работающих и неработающих родителей. В этом отношении мы также получили очень интересные данные (табл. 8).

Таблица 8

Влияние функционального фактора на вес потомков

Группы животных	Количество наблюдений	Средний вес потомка в г		
		на 3-й день после рождения	на 15-й день после рождения	на 20-й день после рождения
Н	48	1,666	4,3	5,265
В	46	1,450	4,3	5,268

В табл. 8 не приведены данные для средних условий — группы Б, так как они аналогичны данным для группы В. Поэтому можно сравнивать вообще потомков от работающих и неработающих родителей.

На основании приведенных в табл. 8 данных, можно установить следующее: потомки, рожденные от работающей самки мыши, весят меньше, чем от неработающей. Средний вес потомка, рожденного от работающей самки, на 3-й день составляет 87,5% веса такого же потомка, рожденного от неработающей самки, но уже на 15-й день потомки от работающих самок догоняют в росте потомков от неработающих.

Основные выводы данной части работы можно кратко резюмировать так:

1. Если мыши в период роста подвергаются определенному систематическому воздействию функционального фактора, то последний способствует однотипности их роста; если же в период роста животные не подвергаются такому воздействию, а растут в условиях непринужденной работы, то они отличаются разнотипностью роста.

2. У «работающих» мышей внутренние органы — сердце, легкие, почки, печень — лучше развиты по сравнению с такими же органами «неработающих» животных.

3. Намечаются пути к изменению пропорций костяка под влиянием соответствующих условий функционального фактора, а если принять во внимание изменения и внутренних органов под влиянием того же фактора, то создаются возможности для направленного изменения экстерьера и интерьера животных (в наших опытах — мышей).

4. Недостаток мышечной работы, как и чрезмерная мышечная работа беременных самок мышей, снижает их плодовитость, удлиняя промежутки между беременностями. Средние нормы мышечной работы самки до беременности и в период беременности значительно повышают ее плодовитость за счет сокращения промежутков между беременностями.

5. Потомки, рожденные от «работающей» самки мыши, весят меньше чем такие же потомки, рожденные от «неработающих» самок, но вскоре догоняют их в росте.

III. Вопрос о природе функциональных изменений и их значение в эволюции

Возникает вопрос о значении функциональных изменений в практическом и теоретическом отношении.

1. Наши исследования функциональных изменений приводят к заключению об огромной значимости для животного организма функционального фактора, так как он вызывает в организме, особенно в период роста, те или другие морфо-физиологические изменения. Систематическая мышечная работа, производимая организмом, в зависимости от степени ее интенсивности оказывает влияние на изменение формы и функций ряда органов. Наши опыты показали, что измененные условия мышечной работы, осуществляемые через нервную систему и внутреннюю секрецию, отражаются, вероятно, на росте, развитии внутренних органов и оказывают влияние на воспроизводительную систему. Таким образом, под влиянием функционального фактора в организме возникают не только непосредственные изменения (адаптации) органов от собственных функций, но вместе с тем и взаимные приспособления органов (коадаптации), в зависимости от изменения интенсивности мышечной деятельности организма.

2. Прежде всего, естественно, возникает вопрос о практическом значении функционального фактора. Практика животноводства, как было отмечено вначале, уже давно пользуется этим фактором для тренировки лошадей и раздоя коров, и при умелом пользовании продуктивность этих животных повышается с большой очевидностью. При откормке свиней, как известно, функциональный фактор исключается и этим достигается повышение сальной продуктивности свиньи. Однако в других областях животноводства этот фактор еще осознанно не применяется. Правда, в литературе приходится часто встречать слово «моцион», но что вкладывается в это понятие — неизвестно. Наши данные указывают на то, что теперь мы уже не можем говорить о моционе, не вкладывая в него конкретного содержания. Для каждой породы сельскохозяйственных животных, для каждого конкретного случая (беременность, например, и др.) можно и нужно разработать соответствующие нормы тренинга и даже продуктивной хозяйственно полезной мышечной работы. Для лошадей различных типов, например, тяжеловозов и скакунов, необходимы различные условия тренинга и т. д. Это было бы правильно для повышения продуктивности конкретных пород и дальнейших исследований, так как функциональный фактор — сильнодействующий и, при правильном применении, может быть использован для направленного развития (воспитания) животных; наоборот, при неправильном его использовании он может иметь отрицательное значение.

3. Как можно объяснить изменение функций различных органов в зависимости от измененных условий мышечной работы животного? Мышечная система составляет 35% общего веса животного. Отсюда понятно, что она имеет большое значение в определении величины и интенсивности общего обмена веществ. При покое мускулатура участвует в общем обмене на 25%, при деятельности ее роль поднимается до 70%; поэтому она определяет основной обмен и еще больше влияет на обмен при работе. Известно также, что энергетическими веществами при работе являются главным образом углеводы, поэтому мышечная деятельность влияет на обмен не только с количественной стороны, но и с качественной. Отсюда вытекают многочисленные связи мышечной деятельности с другими функциями организма. Функция дыхания

усиливается тотчас же после начала мышечной работы. В деятельной мышце кровообращение усиливается в 4—5 раз вследствие гиперемии сосудов и ускорения тока крови. При мышечной работе, как уже отмечено выше, усиленно потребляются углеводы, причем мобилизуется гликоген не только мышц, но и печени. Таким образом, при мышечной деятельности и печень вовлекается в работу. Известно также, что в мышцах при работе увеличивается количество воды. Таким образом, мышцы, связывая большие количества воды, играют важную роль в водном обмене и соответственно влияют на деятельность органов выделения.

Таково возможное объяснение функциональных изменений органов сердца, легких, печени, почек, которые мы получили экспериментальным путем под влиянием изменения интенсивности мышечной работы. Не совсем еще ясны функциональные связи мышечной работы с изменением функций воспроизводительной системы. Они требуют еще более детального изучения.

4. Какова же роль функционального фактора в эволюции? Способность к движениям есть наиболее характерное отличие животного от растения. Уже Ламарк (1809) обратил на это внимание. Он считал, что эволюционные изменения у растений происходят под непосредственным влиянием меняющейся среды, у животных — под влиянием функционального фактора — упражнения и неупражнения органов. Все известные нам факты приводят к заключению, что этот путь эволюции, идущий через приобретение способности к активному движению, стал причиной возникновения более сложных форм животного мира, обладающего бесконечными возможностями к совершенствованию благодаря движению и активности по отношению к окружающему миру. Благодаря движению у животных возникла билатеральная симметрия. Изменение формы тела (удлинение тела у червей), дальнейшая дифференциация мускулатуры — следствия той же причины. Движение, постепенно принимавшее все более и более совершенные формы, повлекло за собой образование многочисленных связей со всеми другими функциями организма и усложнение других органов, находящихся в функциональной связи с мышечной системой. Не вызывает сомнения вопрос об адаптивности функциональных изменений. Они всегда адаптивны. Вместе с тем любая функциональная адаптация одного органа неизбежно влечет за собой соответствующие коадаптации, т. е. взаимозависимое изменение других частей организма, даже всей организации.

5. Нет сомнения в том, что функциональные изменения в эволюции животного организма имеют первостепенное значение. Функциональный фактор играет ведущую роль в эволюции животных. Великие биологи Ламарк и Дарвин признали за функциональными изменениями это важное значение. Однако неодарвинисты-менделисты-морганисты, отрицая наследование приобретаемых изменений вообще и функциональных изменений в частости, не признавали за ними никакого положительного значения в эволюционном процессе в практике сельского хозяйства. Хотя физиологическая обусловленность функциональных изменений еще не совсем ясна,— вопрос о наследственной природе функциональных изменений не вызывает сомнений. Функциональные изменения относительно обратимы, если животное попадает в другие условия среды, и адэкватны при условии, если потомки функционально измененных родителей будут развиваться в тех же условиях, в которых их родители претерпели эти изменения.

Способность к функциональным изменениям, а в более широком смысле — к приобретенным изменениям есть основное свойство организма. Эта способность позволяет животным переживать периоды резких изменений среды, активно переходить из одной среды в другую и перестраивать свою организацию. Вследствие воздействия функциональ-

ного фактора в организме возникают те или другие адаптации и коадаптации. И тем не менее в процессе длительного приспособления организма к определенным условиям функциональные изменения постепенно фиксируются в организме, переходят в консервативное состояние и становятся необратимыми и наследственными.

Примеры исторического фиксирования функциональных изменений многочисленны (эволюция ластоногих, копытных и т. п.). К сожалению, закономерности фиксирования функциональных изменений пока остаются неясными. Для полного выяснения значения функциональных изменений в эволюции предстоит еще большая работа, как экспериментальная, так и теоретическая. Разрешение этого вопроса является сейчас наиболее актуальной задачей эволюционной теории.

Литература

1. Адамец Л. (Adametz L.), Общая зоотехния, 1928—1936.— 2. Богданов Е. А., Общее животноводство, ч. 2, М., 1926.— 3. Дарвин Ч., Происхождение видов, перевод, 1937.— 4. Ламарк Ж., Философия зоологии, т. 1, Биомедгиз, М.— Л., 1935.— 5. Лесгафт П., Anatom. Anzeig., Bd. VIII, 1892.— 6. Лискун Е. Ф., Влияние некоторых воздействий на развитие черепа и костяка животных, Труды Бюро по зоотехнии, вып. II, СПб., 1910.— 7. Лысенко Т. Д., О положении в биологической науке. 1948.— 8. Чорный С. І., Дослідження функціональних змін тваринного організму, Праці Київ. с.-г. інституту, т. IV, 1947.— 9. Hirsch H., Centralblatt für Chirurgie, 1896 — 10. Wolff I., Centralblatt für Chirurgie, 1894.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2

О ГОМОЛОГИЗАЦИИ КОСТЕЙ КРЫШИ ЧЕРЕПА РЫБ И НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Академик И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

Зоологический институт Академии Наук СССР

Общее сходство в расположении покровных костей черепа низших наземных позвоночных и рыб с костным скелетом (Chondrostei, Holostei, Teleostei и особенно Crossopterygii) привело уже давно к гомологизации и введению единой номенклатуры костей для всего ряда позвоночных. Некоторые затруднения возникали лишь при изучении более изменчивых соотношений у древнейших рыб (крыша черепа Dipnoi) и в особенности покровных костей предглазничной и щечной областей черепа. При всем сходстве крыши черепа стегоцефалов и тех кистеперых рыб, которые, очевидно, наиболее близки к формам, давшим начало наземным позвоночным (Osteolepida), имеется одно важное различие, касающееся положения теменного отверстия. У всех рыб теменное отверстие располагается между лобными костями, а у наземных позвоночных (стегоцефалов и рептилий) — между теменными. Это различие столь ярко и постоянно, что послужило поводом для пересмотра всего вопроса о гомологизации основных костей крыши черепа (T. S. Westoll, 1943). Соображения Вестола показались вполне убедительными, так что в известном курсе палеонтологии Ромера (A. S. Romer, 1945) уже принята новая номенклатура костей рыб. По этим представлениям, лобные кости рыб гомологичны теменным костям наземных позвоночных, а соответственно носовые — лобным, теменные и надвисочные кости — заднетеменным и табличным костям стегоцефалов. Меняется также номенклатура и ряда других костей крыши черепа.

Новая гомологизация костей черепа основана на некоторых допущениях. Предполагается, что при переходе от рыб к наземным позвоночным произошли, во-первых, значительные изменения соотношений между предглазничной и заглазничной областями черепа: первая сильно разрослась, а последняя сократилась за счет уменьшения величины одних костей и полного исчезновения других; во-вторых, перемещение носовых костей рыб из обонятельной области в глазничную и вытеснение из этой области лобных костей. Предполагается, что при этих перемещениях сохранилось прежнее положение теменного отверстия по отношению к лобным костям рыб, однако изменилось соотношение между орбитами и костями черепа. Орбиты, лежащие у рыб в передней части черепа, по бокам от «теменных» костей (т. е. лобных, по прежней номенклатуре), передвинулись у наземных позвоночных назад к середине черепа, но оказались в результате этого перемещения впереди от теменных костей, в области лобных. Это уже само по себе представляется невероятным, так как предполагает активное врастание костей из обонятельной области назад, в межглазничную. Кроме того, как видно будет из дальнейшего, это связано также с предположением о перемещении целого ряда каналов боковой линии с одних костей на другие. Такое предположение не соответствует современному уровню наших

знаний и поэтому все построение Вестола требует критического пересмотра.

I. Переход от рыб к наземным позвоночным действительно связан с некоторым изменением пропорций в крыше черепа. Обонятельная область черепа разрасталась, а заднетеменная область редуцировалась. Однако в отдельных случаях происходили и различные иные изменения соотношений. У различных стегоцефалов наблюдается не только разрастание предглазничной области (как, например, у Cyclotosaurus), которая иногда вытягивалась в длинное рыло (Platyops), но также и разрастание заднеглазничной области черепа впереди от теменного отверстия (Trematosaurus и особенно Metoposaurus), или позади него в заднетеменной области (Batrachiderpeton), иногда при резком сокращении обонятельной (Diceratosaurus, Diplocaulus). Такие вторичные преобразования могли приводить к почти полному восстановлению типично рыбьих пропорций в строении черепа (Dolichopareias disjectes). Однако во всех этих изменениях типичные соотношения между костями черепа, орбитами и, особенно, каналами боковой линии остаются неизменными. Наблюдаются значительные различия в положении орбит и в относительном развитии областей черепной крыши и у рыб с костным скелетом. В частности, они имеются и у различных представителей кистеперых рыб. Положение орбит на переднем конце головы у Osteolepis нельзя считать типичным. Строение черепа Eusthenopteron, вероятно, в большей мере приближается к строению, исходному для предков наземных позвоночных. Однако, несмотря на все различия в относительном развитии частей черепа, общие соотношения между костями и органами чувств оказываются и здесь весьма постоянными. Поэтому постулируемые Вестолом резкие изменения этих соотношений при переходе от кистеперых рыб к наземным позвоночным представляются невероятными.

II. Изменение относительных размеров предглазничной и заглазничной областей черепа, о котором говорит Вестол, означает, в сущности перемещение глазниц. Последние лежат у Osteolepida на переднем конце головы, а у стегоцефалов далее позади — посередине или даже в задней половине черепной крыши.

Перемещение глазниц связано с неравномерным разрастанием костей предглазничной и заднеглазничной областей. Нередко неравномерный рост костей проявляется и в индивидуальном развитии. Тогда можно установить возрастные различия в положении орбит. Так, у молодого Benthosaurus sushkini (по А. П. Быстрову) орбиты располагаются примерно посередине черепа, а у взрослого — в задней его половине. Это перемещение глазниц связано с разрастанием костей предглазничной области (praefrontalia) и отставанием в росте заднеглазничных (postorbitalia и postfrontalia). Еще более резки различия в росте костей предглазничной и заднеглазничной областей у Cyclotosaurus, у которого глазницы отодвигаются еще далее назад, чем у Benthosaurus. Усиленный рост в длину костей предглазничной области отражается не только на форме и размерах этих костей, но и на их скульптуре (вытянутые ячейки, см. А. Быстров, 1935). В этот процесс вовлекаются и передние части лобных костей, которые вследствие этого выносятся далеко вперед от глазниц. В случае обратного перемещения глазниц в переднюю часть головы происходит разрастание заднеглазничных костей (см. Metoposaurus, Batrachosuchus и особенно Dolichopareias). В процесс неравномерного роста включаются и лобные кости, выдвигающиеся в этом случае иногда далеко за орбиты.

Из изложенного ясна связь между перемещением орбит и неравномерным разрастанием костей крыши черепа. Без последнего не может быть и первого. Лобные кости также участвуют в этом процессе, хотя и вовлекаются в него лишь через посредство соседних, окологлазничных

костей. Мы должны учитывать эту связность и взаимообусловленность преобразований, происходящих в крыше черепа при перемещении глазниц. Соответственно мы должны признать, что перемещение орбит лишь в незначительной мере определяется направлением роста лобных костей при наличии косвенной связи между ними.

По теории Вестола, орбиты в своем движении назад отставали от движения лобных («теменных») костей и поэтому попали из области «теменных» костей (у рыб) в область лобных костей (у стегоцефалов).

Между тем, очевидно, решающее биологическое значение имело именно положение глаз, а вовсе не относительное расположение костей черепа. Именно перемещение глаз было ведущим биологическим процессом. Движение глазниц сопровождалось в первую очередь неравномерным ростом окологлазничных костей. Лобные кости не могли определять этот процесс, они могли лишь следовать ему. Лобные кости могли отставать от перемещения глазниц, но не могли опередить их в своем движении.

Это ясно видно при сравнении строения крыши черепа различных стегоцефалов. В случае резкого перемещения глазниц в заднюю часть черепа они располагаются в области задних концов лобных костей (Benthosaurus, Cyclotosaurus). Глазницы в своем движении опережают лобные кости. В случае же вторичного перемещения глазниц на передний конец черепа они оказываются в области передних концов лобных костей (Batrachosuchus, Dolichopareias). И в этом движении, следовательно, глазницы идут впереди лобных костей, а не отстают от них, как это следует из теории Вестола.

Из всего сказанного следует, что перемещение орбит, которое сопровождало переход от кистеперых рыб к наземным позвоночным, не могло привести к их переходу из области «теменных» костей в область лобных. Соотношения могли бы измениться лишь в обратном направлении. И в самом деле, если держаться общепринятой гомологизации костей, мы увидим, что у Osteolepida и других примитивных рыб глазницы располагаются зачастую в области передних концов лобных костей (как и у некоторых стегоцефалов с подобным положением глаз, ср. Dolichopareias), а у стегоцефалов — в области середины или даже задних концов лобных костей. Перемещение глазниц назад сопровождается их приближением к области теменных костей. Факты говорят, следовательно, в пользу общеустановившейся гомологизации костей крыши черепа.

III. Правильность общепринятой гомологизации доказывается, однако, еще более убедительно при учете соотношений покровных костей черепа с каналами органов боковой линии.

Как известно, у рыб эти каналы располагаются совершенно определенным образом: главный канал боковой линии туловища продолжается вперед на спинной поверхности головы в виде височного, заднеглазничного и надглазничного каналов. С ним соединяется позади глазниц подглазничный канал, охватывающий глазницу снизу. Кроме того, в височной области от главного канала отходит вниз и вперед подъязычно-челюстной канал. Однако у кистеперых и двоякодышащих рыб этот канал отходит не от главного канала, а от особого, яремного канала (canalis jugalis), ответвляющегося от подглазничного. Интересно, что и у стегоцефалов расположение каналов боковой линии было такое же, как и у кистеперых и двоякодышащих рыб.

Все эти каналы оказываются связанными с определенными костями черепа, и кости, несущие каналы боковой линии, отличаются наибольшим постоянством (E. Ph. Allis, 1935, 1936). Это находит свое объяснение в истории эмбрионального развития костного черепа. Как показали Пирсон (T. Pehrson, 1922) для Amia calva и позднее для Polypterus (T. Pehrson, 1947) и Северцов (1926) для Acipenser, Amia и Lepidosteus,

покровные кости, несущие каналы боковой линии, возникают в тесной связи с последними и иногда даже в связи с отдельными чувствующими бугорками этих каналов. Кости закладываются в скоплениях остеобластов, залегающих непосредственно под каналами боковой линии. Костное вещество появляется в виде решетки, образующей желобок и затем сплошную трубку вокруг канала. Позднее от основания трубки возникают пластинчатые выступы, разрастающиеся в том или ином направлении и образующие покровную кость черепа. Таким образом, по линии главного канала, на спинной поверхности головы закладываются от одной до трех пар зачатков, из которых развивается одна пара носовых костей взрослой рыбы, от одной до трех пар зачатков, сливающихся в единую пару лобных костей (точнее — боковых лобных), одна пара межтеменных, одна пара височных (intertemporalia и supratemporalia) и обыкновенно одна пара заднетеменных (postparietalia, s. extrascapularia) костей. Все эти кости (как и другие кости боковой линии) отличаются большим постоянством, и это постоянство определяется организационной связью с каналами боковой линии. Кажущиеся исключения лишь подтверждают это правило. Так, у Polypterus главный канал проходит по «теменным» костям, чего у других рыб не бывает.

Оказывается, что у взрослых Polypterus и нет настоящих теменных костей. Они закладываются у личинки, как и у других рыб, вне зависимости от каналов боковой линии, затем редуцируются. Они вытесняются разрастающимися двойными височными костями (intertemporalia + supratemporalia), которые являются нормальными носителями каналов.

Из стегоцефалов только в сем. Ichthyostegidae имелись каналы, проходящие внутри покровных костей черепа. У прочих стегоцефалов на поверхности соответствующих костей имелись лишь борозды, в которых помещались каналы органов боковой линии. Эти борозды имели такое же расположение, как и каналы боковой линии у кистеперых рыб, и проходили, повидимому, по тем же костям.

Можно, конечно, предположить (как это и делает Вестол), что тесная связь каналов с костями черепа, при поверхностном их расположении, у стегоцефалов теряется.

Однако работа Быстрова (1935) показывает, что это не так. Оказывается, что борозды боковой линии проходят неизменно по тем же костям, что и у рыб. Кроме того, и это особенно важно, они всегда пересекают центры окостенений соответствующих костей. Как видно по расположению и форме ячеек поверхностной скульптуры костей, а также по более глубокому их строению (расположению костных канальцев), это справедливо и в тех случаях, когда борозды боковой линии как будто захватывают лишь край данной кости. Так, например, надглазничный канал проходит у стегоцефалов только на небольшом протяжении по внешнему краю лобных костей. Однако именно здесь, непосредственно у верхнего края глазниц, и располагается центр их окостенения (у современных амфибий лобные кости также разрастаются от места своей закладки по бокам крыши черепа в области глазниц по направлению к средней линии). Кажущиеся исключения, когда борозды боковой линии как бы вовсе минуют кости, проходя по швам между соседними костями, оказывается, также находят свое объяснение в особенностях разрастания отдельных костей. Так, у Benthosaurus sushkini, по Быстрову, яремный канал боковой линии располагается на черепе не прямо на квадратноскуловой кости (quadratojugale), а тянется вдоль шва между этой костью и чешуйчатой (squamosum). В самом деле, однако, квадратноскуловая кость продолжается гораздо дальше вверх и лишь покрыта здесь разрастающимся вниз краем чешуйчатой кости. Чешуйчатая кость разрасталась вперед и по бокам вниз, покрывая верхнюю часть квадратноскуловой кости вплоть до борозды лежащего на ней канала.

Связь каналов боковой линии с костями черепа оказывается, следовательно, и у стегоцефалов весьма тесной. Поэтому предположение о перемещении ряда каналов с одних костей на другие, заключающееся в гипотезе Вестола, нужно считать совершенно необоснованным. Эта тесная связь объясняется, по Быстрову, не только положением каналов на зачатках костей у личинки, но и расположением соответствующих нервов под покровными костями черепа. Нервные веточки, снабжающие органы чувств в каналах боковой линии головы, проходят в специальных канальцах через эти покровные кости. Какое-либо смещение каналов оказывается при этом почти невозможным. Лобные кости являются и у рыб, и у стегоцефалов типичными носителями надглазничного канала, а теменные кости развиваются как у рыб, так и у стегоцефалов независимо от этого канала. Поэтому нельзя гомологизировать лобные кости рыб с теменными костями наземных позвоночных. Заднеглазничные каналы лежат у рыб и у стегоцефалов на межвисочных и надвисочных костях и огибают, следовательно, теменные кости с внешней стороны. Если у Ichthyostegidae надглазничный канал действительно переходит на теменные кости, то это, очевидно, является результатом прирастания к ним межвисочных костей (это представляется вероятным также при учете формы и положения боковых частей теменных костей).

Наконец, как у рыб, так и у стегоцефалов в затылочной области имеется поперечный канал, проходящий по заднетеменным костям черепа (postparietalia, extrascapularia s. tabularia). Очевидно, и эти кости гомологичны. Между тем гипотеза Вестола предполагает, что extrascapularia рыб исчезли, а заднетеменные кости стегоцефалов представляют гомологов надвисочных и теменных костей рыб. Это делает совершенно непонятной их связь с поперечным затылочным каналом, который у некоторых стегоцефалов обнаруживается с полной ясностью (Benthosaurus, Trematosaurus — по Быстрову, Dolichopareias — по Ватсону и др.).

Мы должны признать правильность установившейся номенклатуры костей наземных позвоночных и вместе с тем подчеркнуть далеко идущее сходство их костного черепа с черепом кистеперых рыб. Единственным бесспорным различием является (кроме редукции жаберной крышки) указанное уже положение пинеального отверстия.

IV. Пинеальное отверстие лежит у рыб между лобными костями. Однако оно может сдвигаться в ту или иную сторону. По Л. С. Бергу, оно у осетровых располагается иногда на границе между лобными и теменными костями. У наземных позвоночных оно лежит между теменными костями. Однако у некоторых рептилий оно располагается, так же как у некоторых рыб, на границе между frontalia и parietalia или даже у заднего конца лобных костей (Conolophus). С другой стороны, как указывает Л. С. Берг, пинеальное отверстие может сдвигаться и на самый задний конец теменных костей (Nothosauridae). У личинок гимнофион (Hypogeophis, Marcus, 1935) пинеальное отверстие располагается иногда в непарной косточке, лежащей между лобными и теменными костями. Наконец, у современных бесхвостых амфибий имеется рудиментарный теменной глазок, помещающийся в области лобных костей и иногда на их границе с носовыми. У Xenopus описывается даже пинеальное отверстие между лобными костями (Winterhalter, 1931). Очевидно, приходится допустить не только возможность перемещения пинеального органа назад, в область теменных костей, но и обратного его перемещения вперед (у Anura). Л. С. Берг, подвергший недавно (1939) критическому пересмотру вопрос о положении пинеального отверстия, приходит поэтому к выводу, что «несмотря на то, что у Osteolepides пинеальное отверстие находится между frontalia, а у стегоцефалов между parietalia, это обстоятельство не препятствует гомологизировать соответственные кости».

У рыб пинеальное отверстие лежит между глазницами, а у наземных позвоночных — позади глазниц. Переход от кистеперых рыб к наземным позвоночным, несомненно, сопровождался более значительным перемещением пинеального отверстия, чем наблюдаемые сдвиги у рыб или у наземных позвоночных. Это перемещение намечается уже у кистеперых. Так, у примитивных кистеперых Osteolepis пинеальное отверстие располагается между передними частями лобных костей в переднеглазничной области, а у вышестоящего и, несомненно, приближающегося к наземным позвоночным Eusthenopteron,— позади глазниц, между задними частями лобных костей. У современных двоякодышащих нет теменного отверстия. Из ископаемых оно, возможно, было у Dipterus (Д. В. Обручев) и несомненно было у примитивной Dipnorhynchus. В этом случае оно помещалось позади глазниц. У стегоцефалов оно всегда помещается позади глазниц, хотя иногда и в передней части теменных костей (Diceratosaurus, Stegops) или на границе между лобными и теменными костями сейчас же позади глазниц (Platyrhinops). Можно установить и наличие возрастного перемещения теменного отверстия. Так, у молодого Benthosaurus sushkini, описанного А. П. Быстровым и И. А. Ефремовым, теменное отверстие помещается в заднеглазничной области между передними концами теменных костей, непосредственно позади небольшой непарной косточки, напоминающей os pineale s. epiphysale некоторых рыб. У взрослых Benthosaurus и особенно у старых больших экземпляров теменное отверстие лежит гораздо далее позади глазниц, посередине между обоими parietalia (Быстров и Ефремов, 1940). У мальков некоторых рыб, например осетровых, Amia, Lepidosteus, эпифиз имеет строение небольшого глазка, лежащего в отверстии специального эпифизарного мостика хрящевого черепа, прямо под кожей в глазничной области головы (рис. 1). Подобные соотношения имеются у Polypterus, а также у двоякодышащих рыб. У личинок современного Protopterus эпифиз имеет хорошо выраженное строение

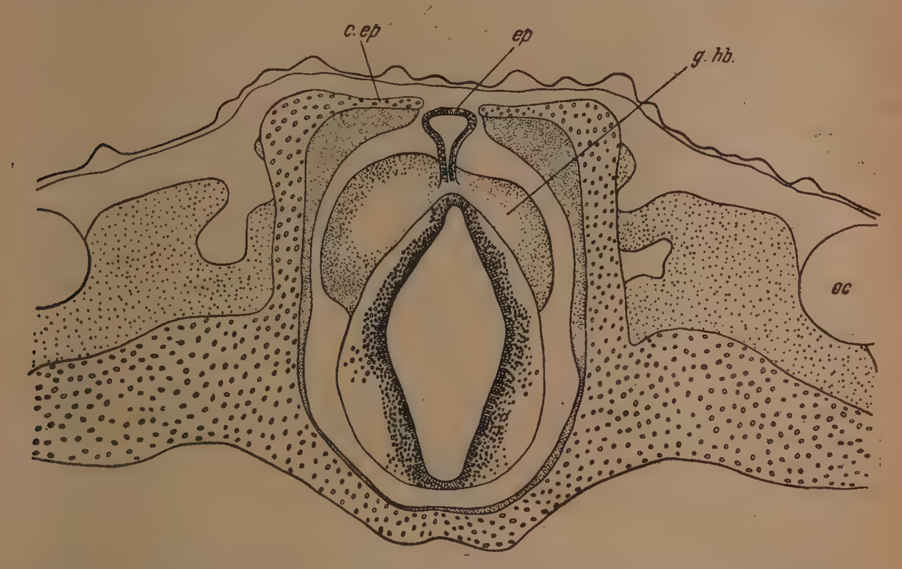


Рис. 1. Acipenser ruthenus. Комбинация 8 поперечных срезов через область промежуточного мозга малька стерляди длиной 18 мм

c. ep — эпифизарный мостик: *ep* — пинеальный глазок; *g. hb* — ganglia habenulae; *oc* — глаза (надрезаны)

глазка с чувствующими клетками, палочковидные окончания которых направлены внутрь полости. Нервные волокна можно проследить от глазка до ganglia habenulae и до задней комиссуры. Этот глазок помещается позади глазниц. Во всех случаях он сидит на коротком стебельке и располагается прямо над крышей промежуточного мозга или непосредственно впереди от нее. Несомненно, что и у стегоцефалов теменной глазок был сидячим и располагался в той же области мозга. Это следует из топографического соответствия между теменным отверстием и той областью основания черепа, где помещался гипофиз. Впервые И. А. Ефремов (1933) и затем А. П. Быстров (1935) обратили внимание на то, что теменное отверстие занимает у стегоцефалов при всех преобразованиях общей формы черепа определенное положение в отношении черепной коробки и дна черепа. Вертикальная проекция теменного отверстия падает на место отхождения мечевидного отростка от тела парасфеноида. Непосредственно позади этого места над расширением парасфеноида помещались базиптеригоидные отростки основания черепа и ямка для гипофиза. На это соответствие обратил внимание и Вестол, который отмечает на своих схемах относительное положение этих частей. По недоразумению, однако, этот автор отметил на изображениях черепов (рис. 4) положение гипофиза впереди от теменного отверстия, хотя на рядом стоящей схеме (рис. 3) оно обозначено правильно позади эпифиза. Эта топографическая связь служит доказательством того, что теменной глазок как у кистеперых рыб, так и у стегоцефалов сидел на коротком стебельке, т. е. лежал в области промежуточного мозга или непосредственно впереди его (а не далеко впереди, как у современных Anura). Из этого следует, что перемещение теменного органа у предков наземных позвоночных было связано с изменением положения промежуточного мозга.

V. Промежуточный мозг располагается у личинок рыб и амфибий первоначально между глазами. Так как глаза представляют дериват промежуточного мозга, то такое положение нужно признать первичным. Оно сохранилось у некоторых современных рыб, как например, у Acipenseridae (рис. 2). Уже у Polypterus имеется некоторый сдвиг: глаза располагаются у него в области передней части переднего мозга. Такое положение обусловлено, очевидно, некоторым перемещением глаз в переднюю часть головы, но, по всей вероятности, связано и со смещением промежуточного мозга назад в результате прогрессивного развития переднего мозга. Хотя у Polypterus нет типичных полушарий переднего мозга и в последнем имеется продолжение непарного третьего желудочка, однако corpora striata столь сильно развиты, что придают его головному мозгу некоторое, чисто внешнее сходство с мозгом двоякодышащих и амфибий. Прогрессивное развитие переднего мозга у наземных позвоночных, несомненно, ведет к дальнейшему оттеснению промежуточного мозга (с его пинеальным органом) из области глазниц назад, за их пределы (рис. 3). Этот процесс дополняется затем перемещением всего мозга назад при развитии межглазничной перегородки и тропибазии черепа у рептилий и птиц. Однако у стегоцефалов череп имел в большинстве случаев, как и у современных амфибий, широкое основание. Поэтому перемещение пинеального органа, вполне завершенное у стегоцефалов, не связано с развитием тропибазии черепа. Очевидно, оно определялось только прогрессивным развитием переднего мозга и оттеснением промежуточного. Сходный процесс наблюдается и в онтогенезе амфибий. У молодых личинок амфибий (так же как у молодых личинок Acipenser и других рыб) глаза располагаются как раз против промежуточного мозга (рис. 4). Так как глаза имеют у личинок относительно крупные размеры, то они заходят впереди в область переднего мозга и позади в область среднего. У поздних личинок глаза занимают область переднего и промежуточного мозга (рис. 5). К концу

метаморфоза глаза лежат, например, у Hynobius, Ranidens, полностью в области переднего мозга. У взрослых Hynobius, Ranidens глаза располагаются на уровне передней половины переднего мозга.

Это изменение относительного положения глаз и отделов головного мозга не означает реального перемещения глаз. Однако с развитием органов обоняния, обонятельных долей и полушарий большого мозга промежуточный мозг действительно сокращается в своих относительных

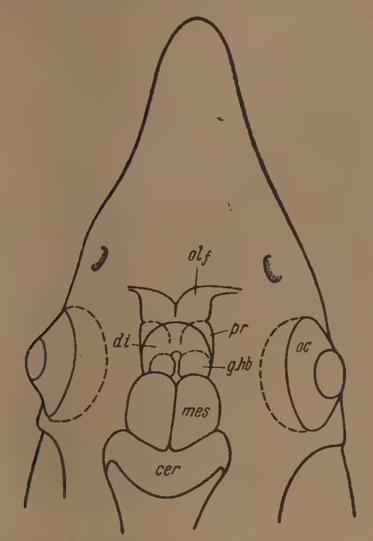


Рис. 2. Acipenser ruthenus. Топографические соотношения между органами зрения и головным мозгом у молодой стерляди длиной 50 мм

cer — мозжечок; *di* — крыша промежуточного мозга; *g. hb* — непарные ганглии: *mes* — средний мозг; *oc* — глаза; *olf* — обонятельные доли; *pr* — передний мозг

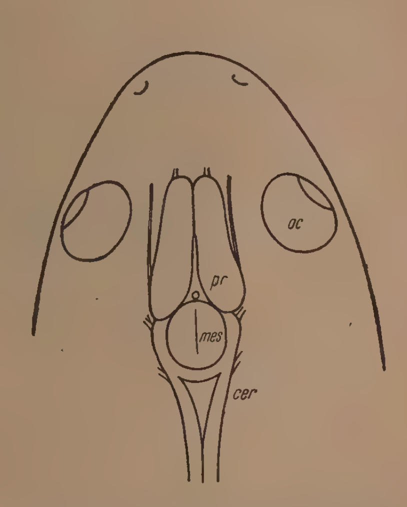


Рис. 3. Hynobius kayserlingii. Топографические соотношения между органами зрения и головным мозгом у взрослого животного

Обозначения, как на рис. 2

размерах и сдвигается назад, располагаясь у взрослого животного вместе с пинеальным органом позади глазниц.

Перемещение теменного отверстия определяется, следовательно, только перемещением премежуточного мозга и связанного с ним пинеального органа. Это справедливо, конечно, лишь до тех пор, пока этот орган располагается на коротком стебельке (а мы показали, что у стегоцефалов это так и было). Перемещение теменного отверстия не определялось перемещением костей крыши черепа. И в сравнительноанатомическом ряде форм и в онтогенезе не замечается никакой зависимости между расположением покровных костей черепа и отделами головного мозга. У Acipenser и у Polypterus лобные кости покрывают все отделы мозга, кроме заднего, у Amia они покрывают только передний и промежуточный мозг, а у Lepidosteus весь мозг лежит позади глазниц и позади лобных костей; он покрывается в этом случае теменными костями. Точно так же в онтогенезе амфибий передние отделы мозга первоначально располагаются под лобными костями (не только передний мозг, но по меньшей мере и промежуточный). Позднее, с разрастанием переднего мозга, не только промежуточный мозг, но и задняя половина передних полушарий располагаются под теменными костями. Таким образом, положение отделов головного мозга, а следовательно, и эпифиза, не находится в какой-либо обязательной зависимости от расположения покровных костей крыши черепа. Так как теменное отверстие развивается

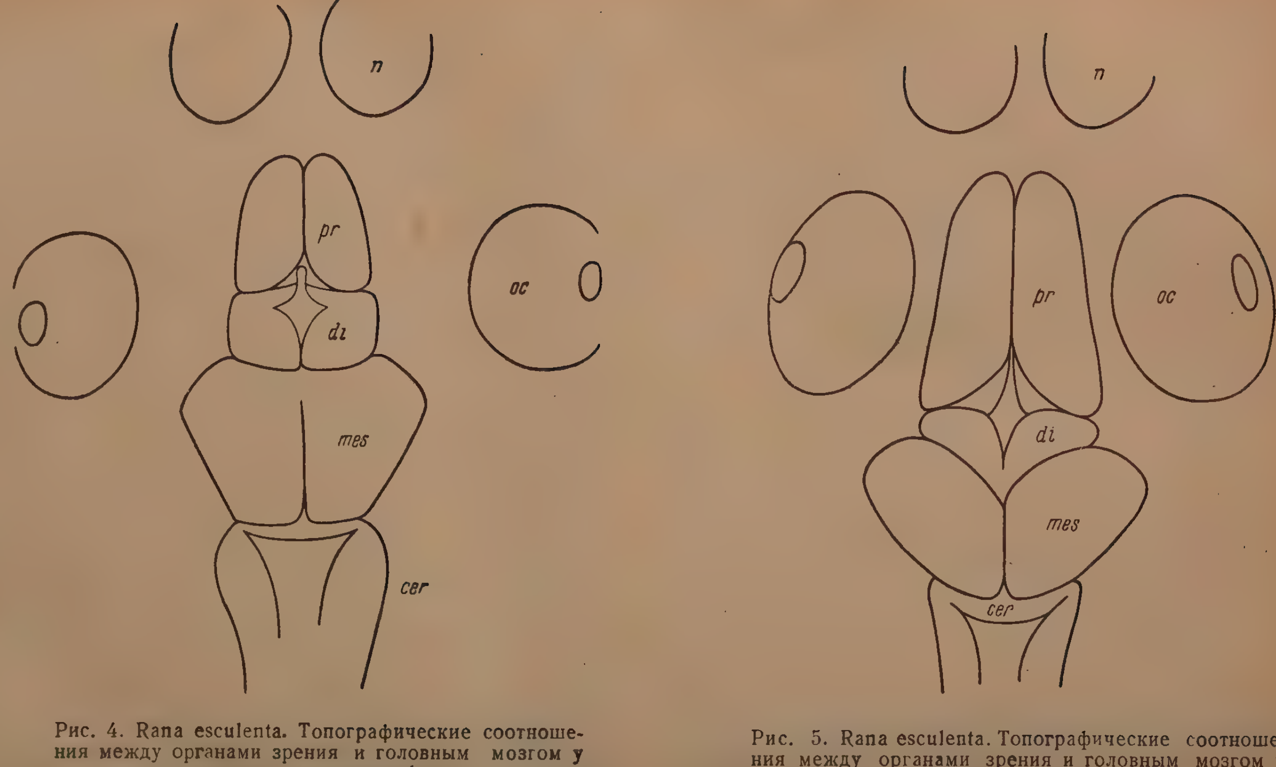


Рис. 4. *Rana esculenta*. Топографические соотношения между органами зрения и головным мозгом у личинки до метаморфоза

n — обонятельные мешки. Остальные обозначения, как на рис. 2

Рис. 5. *Rana esculenta*. Топографические соотношения между органами зрения и головным мозгом у личинки после метаморфоза

Обозначения, как на рис. 2

между парными костями, которые в онтогенезе довольно долго разобщены, то для индивидуальных уклонений, а также для филогенетического перемещения пинеального отверстия предоставляется, очевидно, полная свобода (см. также Берг, 1939).

Образование пинеального отверстия определяется в онтогенезе положением пинеального органа. Перемещение последнего из глазничной области черепа назад, в теменную область, обусловлено развитием у наземных позвоночных больших полушарий большого мозга, оттеснивших промежуточный мозг с его придатками.

Особое положение занимают в этом отношении бесхвостые амфибии. Как было указано, пинеальный орган располагается у них в глазничной области, а у Xenopus в этой области имеется даже пинеальное отверстие в передней части слившейся лобно-теменной кости. В этом случае промежуточный мозг лежит, как и у хвостатых амфибий, позади глазниц, однако пинеальный орган, очевидно вторично, перенесен далеко вперед и соединяется с крышей промежуточного мозга длинным стебельком — «нервом». Пинеальный орган не лежит в пинеальном отверстии, а непосредственно под кожей впереди этого отверстия. Между тем пинеальный орган стегоцефалов, так же как и теменной орган современных ящериц, помещался, несомненно, в самом теменном отверстии. Поэтому пинеальное отверстие Xenopus не вполне сравнимо с теменным отверстием стегоцефалов — это узкий и довольно длинный, направленный косо вверх и вперед канал для упомянутого «нерва». Лучше его и называть пинеальным каналом. У других бесхвостых канал не заметен, так как проходит не внутри кости, а между парными лобно-теменными костями.

Нужно учитывать, что первоначально пинеальный глазок помещался под кожей в специальном отверстии в крыше хрящевого черепа. Так он располагается у личинок современных рыб (в особом пинеальном хрящевом мостике) — Acipenseridae, Amia, Lepidosteus, Polypterus, Protopterus. С развитием покровных костей черепа он оказался в отверстии между лобными костями, как это видно у ископаемых Chondrostei (Берг, 1939) и Crossopterygii. У наземных позвоночных, с развитием полушарий головного мозга, пинеальный орган сдвинулся вместе с промежуточным мозгом назад в теменную область. Это положение установилось у стегоцефалов и перешло от них к современным ящерицам (и Hatteria).

При редукции пинеального органа у современных рыб он оказался под крышей черепа и пинеальное отверстие исчезло. То же произошло и у хвостатых амфибий. Однако у бесхвостых, с обособлением кожи от покровных костей и с развитием рыхлой подкожной ткани с лимфатическими полостями, пинеальный пузырек остался под кожей над костями черепа и через отверстие проходил только узкий стебелек. Отверстие уменьшалось в этом случае до размеров небольшого канала, проходящего между костями.

* * *

Из всего изложенного явствует, что топографически сходные кости крыши черепа кистеперых рыб и стегоцефалов, именно носовые, лобные, теменные, меж- и надвисочные кости, а также заднетеменные действительно гомологичны, пинеальное же отверстие рыб передвинулось у наземных позвоночных из глазничной области черепа с ее лобными костями в область теменных костей.

Несколько неясным представляется лишь строение крыши черепа у Elpistostege (по Вестолу). Гомологизация костей затрудняется отсутствием данных о расположении каналов боковой линии и из-за недостаточной сохранности самого черепа. Описание черепа основано лишь на изучении остатков средней части его крыши. Орбиты помещаются в

этом случае по бокам от передних частей теменных костей. Орбиты исключительно малы. Возможно, что они вторично сдвинуты назад. В пользу этого говорят большие размеры предглазничных костей (lacrymalia). Однако неизвестно даже, принадлежит ли этот череп стегоцефалу или рыбе. Если это действительно стегоцефал, то он обнаруживает известное сходство с Ichthyostegidae, но теменные кости проникали у него гораздо дальше вперед между орбитами. Хотя и у современных амфибий теменные кости проникают иногда довольно далеко вперед между орбитами, все же мне представляется наиболее вероятным, что у Elpistostege произошло срастание лобных костей с теменными (подобно тому, как это было у стегоцефалов Plagiosternum, Dolichosoma и у современных бесхвостых амфибий), а кроме того, с межвисочными костями (как у Ichthyostegidae).

Литература

1. Берг Л. С., ДАН, XXV, 1939.— 2. Быстров А. П. и Ефремов И. А., Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 10, 1940.— 3. Быстров А. П., Acta Zool., 16, 1935.— 4. Ефремов И. А., Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 2, 1933.— 5. Обручев Д. В., Богданов и др., Материалы по геологии девонских отложений Донецкого бассейна, Изд. Моск. об-ва испыт. прир., 1948.— 6. Северцов А. Н., Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., 34, 1925.— 7. Allis E. Ph., Journ. Morph., 2, 1889.— 8. Allis E. Ph., Journ. Anat., 69, 1935.— 9. Allis E. Ph., Journ. Anat., 70, 1936.— 10. Marcus H., Winsauer O. u. Hueber A., Ztschr. Anat. u. Entw.-Gesch., 100, 1933.— 11. Pehrson T., Acta Zool., 3, 1922.— 12. Pehrson T., Acta Zool., 21, 1940.— 13. Pehrson T., Acta Zool., 28, 1947.— 14. Romer A. S., Vertebrate Paleontology, Chicago, 1945.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

КОМАР CRICOTOPUS SYLVESTRIS КАК ВРЕДИТЕЛЬ РЫБЬЕЙ ИКРЫ

М. Н. ГОСТЕЕВА

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

Комары семейства Tendipedidae (Chironomidae) в личиночной стадии развития в огромном количестве населяют водоемы. Они составляют основную пищевую базу для наиболее распространенных бентосоядных рыб наших внутренних водоемов. В связи с большим хозяйственным значением этого семейства двукрылых, изучению их жизни и особенностей развития уделяется в последнее время большое внимание.

Все же в биологии комаров, особенно за время их личиночного состояния, остается много неясного. Так, питание личинок почти не подвергалось специальному планомерному исследованию. Большинство авторов рассматривает личинок односторонне, только как кормовой объект для рыб. Между тем наблюдения, проведенные мной на Глубоком озере летом 1949 г., показали, что личинки комара Cricotopus sylvestris Fabr. поедают рыбью икру, в частности икру верховки [1].

Верховка откладывает икру на нижней поверхности плавающих на воде листьев водных растений — кувшинки, рдеста, стрелолиста и др. Икра попадается также на хвоще. Прозрачные, с тонкой оболочкой, икринки прочно прикреплены к листу. Расположение их линейное — в один-два ряда. Количество икринок в кладке колеблется от нескольких единиц до сотен. При просмотре икринок обнаруживается, что большое число их остается неоплодотворенным. Икринки, расположенные в смежных рядах, часто оказываются на разных этапах развития и, повидимому, принадлежат к кладкам разных самок. Особенностью икрометания верховки является его растянутость: верховка мечет с начала июня до первой половины августа.

22.VI.1949 на листе рдеста была найдена и принесена в лабораторию свежеотложенная кладка икры. 23.VI при просмотре было обнаружено, что часть кладки кем-то уничтожена. Некоторые икринки совсем исчезли, от других остались обрывки оболочек; пустые оболочки были прокусаны или изгрызаны.

При тщательном осмотре листа на нем было найдено три личинки Tendipedidae и один из малощетинковых червей (Stylaria?). Одна из личинок находилась в пустой оболочке, две другие ползали около остатков икры (см. рисунок). Разделив оставшуюся икру на две части по девяти икринок в каждой, я поместила в одну чашечку икру вместе с двумя личинками Cricotopus, в другую — икру и двух червей. Просмотр на следующее утро показал, что в той чашечке, где находились личинки, пять икринок из девяти были уничтожены. Там, где сидели

---

[1] Определение личинок-хищников и комара было произведено О. А. Черновой, за что я выражаю ей глубокую благодарность.

черви, икра не была повреждена. Стало ясно, что гибель икры связана с присутствием личинок комара.

5.VII.1949 14 икринок верховки, находившиеся на листе кувшинки, были помещены в маленький аквариум вместе с несколькими личинками Cricotopus. 6.VII утром из 14 икринок осталось лишь семь. Лист с личинками-хищниками и икрой был перенесен в часовое стекло. В течение дня наблюдения велись через каждые два часа.



Оболочки икры верховки после нападения личинок

Перемена положения и усиление освещения мало, повидимому, беспокоили личинок. Было видно, как они ползали около икринок, по временам вступая в жестокие схватки между собой. Затем одна из хирономид остановилась, как бы ощупывая икринку, разорвала челюстями оболочку, вытащила свою жертву и на наших глазах выела у верховки сердце и участок желтка. Бросив недоеденную верховку, личинка занялась объеданием листа [2].

Икра, наиболее часто подвергавшаяся нападению, была на стадии начала пигментации глаза. Личинки-хищники нападали также и на верховок несколько более старшего возраста, близких к вылуплению. Но в последнем случае дело кончалось тем, что потревоженная рыбка вырывалась в прокусанную оболочку и уплывала от хищника.

Икра ранних стадий развития приводилась в соприкосновение с личинками, но повреждений не отмечалось. Не трогали хищники и икры, пораженной сапролегнией.

Возможно, что колебания численности верховки в отдельные годы на Глубоком озере, на что указывает Крыжановский [1], связаны с количеством личинок-хищников.

Поскольку семейство Tendipedidae (Chironomidae) обычно рассматривается только как пищевая база для рыб, установление факта уничтожения икры верховки личинками Cricotopus заслуживает внимания, так как не исключена возможность, что Cricotopus уничтожает не только икру верховки, но, может быть, и икру промысловых рыб.

Литература

1. Крыжановский С. Г., Эколого-морфологические закономерности развития Ostariophysi, 1949.— 2. Жизнь пресных вод, т. I, под ред. Жадина, 1940.— 3. Черновский А. А., Определитель Tendipedidae, 1949.

[2] Лист с находившейся на нем икрой, обе личинки-хищницы и мертвая верховка были фиксированы.

КЛЕЙ ДЛЯ МОНТАЖА МУЗЕЙНЫХ МАКРОПРЕПАРАТОВ

Д. В. ВОЛЖИНСКИЙ

Кафедра общей биологии и паразитологии им. акад. Е. Н. Павловского Военно-медицинской академии им. С. М. Кирова (нач. кафедры — академик, генерал-лейтенант медицинской службы Е. Н. Павловский)

Предлагаемый состав для наклейки музейных макропрепаратов может быть использован для монтажа препаратов, экспонируемых как в жидкостях, так и без таковых (наклейка препаратов на бумагу, картон, стекло и т. п. для содержания в открытых витринах).

1. Способ приготовления и хранения клея. Рекомендуемый клей представляет собой раствор полимера метил-метакрилата (органического стекла) в хлороформе. На 100 см³ хлороформа рекомендуется брать 6—8 частей органического стекла. Хлороформ, используемый для приготовления клея, должен быть прозрачным, бесцветным и не содержать посторонних примесей. Органическое стекло употребляется как в виде кусков, так и в виде опилок (для этого кусок органического стекла стачивается чистым крупным напильником на лист бумаги в нужном количестве). Качество клея при обоих способах приготовления будет одинаковым, однако при растворении органического стекла, измельченного в опилки, клей может быть приготовлен в течение 10—15 мин., растворение же крупных (3—4 г) кусков органического стекла длится 1—2 суток.

При растворении опилок органическое стекло нужно всыпать в хлороформ порциями, одновременно помешивая клей стеклянной палочкой. Посуда для приготовления клея может быть как стеклянная, так и металлическая. Закрываться она должна весьма плотно стеклянными, металлическими или корковыми пробками, так как в открытой посуде клей быстро высохнет вследствие летучести хлороформа.

В готовом виде клей представляет собой равномерной консистенции прозрачную, бесцветную, вязкую массу, быстро высыхающую на воздухе и дающую при этом тонкую пленку, не растворяющуюся в спирту, воде, водном растворе формалина, маслах.

2. Наклейка объектов, хранение которых предполагается в спирту или в водном растворе формалина. Наклейка препаратов производится на матовом стекле. Подлежащий наклейке объект должен быть предварительно фиксирован. Засушенные объекты, а также объекты, обладающие плотным внешним скелетом или оболочкой, не подвергающимися сморщиванию при фиксации (хитиновый покров членистоногих, раковинки моллюсков и т. д.), могут наклеиваться без предварительной фиксации.

Если объект был фиксирован в формалине, то его необходимо провести через воду и 70 и 96° спирты, чтобы смыть водный раствор формалина с поверхности препарата; выдерживать препарат в спирту до полного пропитывания нет необходимости. Извлеченный из 96° спирта препарат опускают в чистый хлороформ. Таким образом, обработка

препарата протекает в следующей последовательности: фиксация → (для формалина — вода) → 70° спирт → 96° спирт → хлороформ. Перед наклейкой поверхность стекла протирают тампоном, смоченным в хлороформе, для удаления грязи и жира. После того как стекло промыто и высушено, на матовую его поверхность наносят «постель» из клея стеклянной палочкой; в случае наклейки больших объектов клей наливают на стекло прямо через край. По площади такая «постель» должна приблизительно равняться площади соприкосновения препарата с матовой поверхностью стекла. Толщина слоя «постели» из клея 3—4 мм. Для наклейки мелких объектов, площадью 2—3 мм², на стекло наносят стеклянной палочкой каплю клея, куда затем и помещают объект. После того как «постель» из клея готова, препарат быстро вынимают из хлороформа и накладывают на клей.

В то время, когда препарат положен на клей и происходит подсыхание последнего, не следует дышать на препарат (в результате быстрого испарения хлороформа происходит резкое охлаждение стекла, что облегчает конденсацию паров на поверхности клея). Дыхание на препарат может привести к образованию мутной пленки. При наклейке малых объектов полезно подогреть обратную сторону стекла на руке — это ускорит высыхание клея. Препарат может считаться наклеенным в тот момент, когда поверхность стекла, смазанная клеем, перестает быть липкой (этот момент устанавливается прикосновением к поверхности клея сухой стеклянной или деревянной палочкой, иглой и т. п.). Пересушивать препарат не рекомендуется. После того как препарат приклеен к стеклу, последнее опускают в сосуд с консервирующей жидкостью, в которой предполагается хранение препарата в дальнейшем. Заделывать банку с препаратом рекомендуется через сутки — за это время пузырьки воздуха, находившиеся в растворе консерванта (если он был приготовлен не на дестиллированной воде), осядут на стенках сосуда и смогут быть удалены; кроме того, суточный срок явится проверкой качества наклейки препарата. При неудачной наклейке вся процедура может быть повторена в прежнем порядке.

В случае надобности за матовое стекло, на которое наклеен препарат, помещают равную матовому стеклу по размерам полоску цветного стекла для создания фона, способствующего большей демонстративности препарата.

3. *Использование метакрилатового клея для монтажа препаратов на открытых витринах.* Кроме использования метил-метакрилатового клея для монтажа макропрепаратов, хранящихся в жидкости, клей может быть применен и для монтажа макропрепаратов на щитах в открытых витринах. Бесцветность, быстрота высыхания, хорошая клеющая способность и резкая усадка в объеме при высыхании позволяют пользоваться предлагаемым клеем для монтажа объектов на стеклянных (гладких и матовых), деревянных, бумажных, картонных, металлических и других поверхностях с большой аккуратностью и достаточной прочностью. Ввиду того что в открытых витринах монтируется только сухой материал, предварительная обработка в спиртах и хлороформе не требуется, а препарат непосредственно помещается на «постель» из клея.

4. *О пояснительных надписях к препаратам, хранящимся в жидкостях.* Весьма важным, влияющим на демонстративное качество препарата моментом, является четкая, красивая пояснительная надпись к препарату. Лучше всего делать такие надписи на стекле, на котором наклеен препарат. Для этого матовую поверхность стекла, предназначенного для монтажа, предварительно размечают (тонким мелком или остро заточенным простым карандашом). На месте, где должна быть надпись, чертят рамку требуемого размера, в которой непосредственно по стеклу делают нужную надпись.

Для препаратов, которые предполагается хранить в абсолютном спирте, такую рамку и надпись можно делать обычной чертежной тушью с помощью рейсфедера и тонкого пера (крупный шрифт может быть выполнен чертежными стеклянными трубочками). Для препаратов, хранить которые предполагается в водных растворах консервантов, тушь не пригодна, так как смывается водой.

Весьма практичной и просто изготовляемой краской для такого рода препаратов является следующая. Цветной восковой карандаш для надписей по стеклу строгают острым ножом или бритвой. Полученные стружки растворяют в хлороформе до требуемой интенсивности окраски последнего, после чего на нужном месте приготовленной краской делают рамку и надпись (с помощью рейсфедера, пера или трубочки). Краска очень быстро высыхает на воздухе и не смывается в водных растворах. Для получения четкой надписи на светлом фоне выгоднее всего пользоваться восковым карандашом фиолетового цвета. Заготовлять такую краску впрок не рекомендуется, так как вследствие летучести хлороформа она быстро высыхает.

Предлагаемый клей может быть использован и в качестве средства для реставрации тонких скелетных образований, раковин и т. п. Прозрачность, большая усадка в объеме при высыхании и быстрота испарения хлороформа, при достаточной прочности, способствуют быстрому и аккуратному выполнению указанных работ.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXIX 1950 ВЫП. 2

РЕЦЕНЗИИ

И. ГАЛУЗО, **КРОВОСОСУЩИЕ КЛЕЩИ КАЗАХСТАНА**, Акад. Наук Казахской ССР, тт. I—III, 1946—1948.

Зоологический институт АН Каз.ССР предпринял и энергично проводит очень полезное начинание. Это издательское начинание не получило пока, к сожалению, особого серийного наименования, но его можно назвать серией монографий по вопросам краевой паразитологии[1]. За последние три года институтом выпущена большая сводка А. А. Целищева «Тейлерии и тейлериоз крупного рогатого скота» (Изв. АН Каз.ССР), серия статей Н. П. Орлова по паразитическим простейшим (главным образом по кокцидиям) Казахстана (Изв. АН Каз.ССР, 1946—1948) и, наконец, три тома сочинения И. Галузо о кровососущих клещах Казахстана (Изв. АН Каз. ССР, 1946—1948), которому мы посвящаем данную рецензию.

Базируясь на учении о природной очаговости трансмиссивных заболеваний акад. Е. Н. Павловского, автор труда набросал широкий план монографической обработки кровососущих клещей Казахстана, и, что главное, в настоящее время этот труд близится к окончанию. Вышедшие три тома содержат 800 страниц текста и более 250 рисунков и 20 карт, причем все карты и больше 130 рисунков являются оригинальными. Издание заканчивается четвертым томом, который находится уже в печати. Такое исчерпывающее исследование клещей сем. Ixodidae появляется в русской литературе впервые и представляет большую ценность. Особенно следует отметить, что автор в своем труде отнюдь не ограничивается систематикой и зоогеографией исследуемых животных, как это имеет место в многочисленных томах «Фауны СССР», издаваемых ЗИН АН СССР, но подробно останавливается на цикле развития, на разных сторонах экологии Ixodidae и, наконец, на наиболее эффективных мерах борьбы с разными видами клещей. Кроме того, весь первый том, наряду с общими сведениями о клещах, посвящен описанию методов исследования клещей с изложением оригинальных, выработанных автором приемов. Второй том посвящен изложению данных о 13 видах и подвидах рода Hyalomma, третий том занят описанием 8 видов Rhipicephalus и 8 видов Dermacentor; наконец, печатающийся четвертый том отведен под описание видов трех последних родов Ixodidae казахской фауны, а именно Ixodes, Haemophysalis и Boophilus.

Описание каждого рода содержит историю его изучения, диагноз и определительные таблицы видов отдельно для самцов, самок и отчасти личинок. Параграф, посвященный каждому виду, содержит, помимо подробного описания вида, с наблюдаемыми у него уродствами, случаями гинандроморфизма и т. д., указания на вредоносность данного вида и крайне подробные сведения о распространении вида в пределах Союза и специально Казахстана, а также большой раздел по экологии данного клеща. На основании экологических особенностей данного вида дается обоснование мер борьбы с этим видом в условиях Казахстана и, наконец, сводка литературы по каждому виду. Распространение видов иллюстрируется картой местонахождений каждого вида в пределах Казахстана.

Русская литература использована автором крайне тщательно, но, кроме того, особенную ценность представляют обширные собственные данные автора по экологии казахстанских видов, добытые как в природе, так и при помощи многочисленных экспериментов в лабораторных условиях.

Из всего вышесказанного ясно видно, что труд И. Галузо является солидным и интересным вкладом в советскую паразитологическую литературу, тем более ценным, что объекты исследования имеют громадное практическое значение как в медицине, так и в ветеринарии и сельском хозяйстве.

В. А. Догель

[1] Уже приступлено к составлению тома «Краевой паразитологии СССР», посвященного Казахстану.— *Ред.*

СОДЕРЖАНИЕ

Краткие сообщения

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Подписано к печати 21 III 1950 г. Т-01466 Печ. л. 6
Уч.-издат. л. 8,3 Зак. 76 Тираж 3 650 экз.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 9 руб.